REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE 17
Tome 50, nº 2. — Février 1943.

Aus dem Anatomischen Institut der Universität Bern
Direktor: Prof. Dr. H. Bluntschli

Die Placentation von *Ericulus setosus*

von

Fritz STRAUSS.

Mit 49 Textabbildungen.

I. EINLEITUNG.

Unsere Kenntnis über die Bautypen und die Wirkungsweise der Placenten der verschiedenen Säugetiere wurde in den letzten Jahren durch namhafte Beiträge recht erheblich erweitert. Dabei sind neben entwicklungsphysiologischen Fragestellungen vor allem evolutiv-phylogenetische Probleme angeschnitten worden, über die heute die Diskussion noch in vollstem Gange ist. Namen wie Grosser, Hill, de Lange, Mossman, Streeter, Wislocki und andere mehr sind eng mit den Versuchen zur Lösung dieser recht schwierigen Probleme verbunden. Es hat sich bei diesen Forschungen gezeigt, dass sich nahe verwandte Säugetiere in ihrem Placentarbau nicht unbedingt gleichsinnig verhalten, wie früher allgemein angenommen wurde, und dass offenbar dem teilweise recht verschiedenartigen Placentarbau der Insektivoren in phylogenetischer Hinsicht eine grosse Bedeutung zukommt. Insbesondere hat erst neuerdings Mossman (1937) in einer umfassenden, monographischen Darstellung der Fruchthüllen der Mammalier auf das dringende Bedürfnis hingewiesen, weitere Klarheit über die Placentation bei den niederen Insektenfressern zu schaffen. Diesem Bedürfnis konnten, schon etwa gleichzeitig mit der Forderung von

Mossman, Bluntschli (1937 u. 1938) und Goetz (1936, 1937*a* u. 1937*b*) teilweise nachkommen, indem sie eingehend über die Frühentwicklung und Placentation der Arten *Centetes ecaudatus* und *Hemicentetes semispinosus* aus der Familie der auf Madagaskar heimischen Centetinen berichtet haben.

Goetz kam auf Grund seiner eingehenden Untersuchungen an diesen beiden madagassischen Borstenigeln zu dem Ergebnis, dass man von einem Placentationstyp der Centetiden sprechen könne. Er war offenbar der Meinung, dass auch *Ericulus setosus*, ein dritter Vertreter aus dieser Familie, prinzipiell den gleichen Bauplan in seiner reifen Placenta zeige wie die beiden anderen Species. Diese Auffassung erwies sich jedoch nach der Durchsicht von zahlreichen Schnittserien von graviden *Ericulus*-Fruchtträgern, die Goetz noch nicht alle vorgelegen hatten, als irrig. Der Bau der Placenta des hartstacheligen „Borsten"-Igels *Ericulus* weicht in einigen wesentlichen Punkten von jenem der *Centetes*- und *Hemicentetes*-Placenta ab, weshalb er hier eine gesonderte Darstellung erfahren soll.

Von Goetz ist für *Hemicentetes* die orthomesometrale (= laterale) Implantationslage als charakteristisch erkannt worden, wie sie auch bei *Chrysochloris* (de Lange, 1919) und der südamerikanischen Fledermaus *Molossus* (Sansom, 1932) auftritt. Dabei kommt es bei *Hemicentetes* in der embryofernen Uteruswand zur Ausbildung eines falschen Placentarkissens, das bei der zentralen Einbettungsweise des *Hemicentetes*-Keimes rein funktionell als eine Art Decidua capsularis wirken soll; es übernimmt nach der Vaskularisierung des Archenteron die Ernährung der temporären Choriovitellinplacenta. Weiterhin konnte Goetz ebenso wie Grosser (1928) zeigen, dass die reife *Centetes*- wie die *Hemicentetes*-Placenta den Labyrinthplacenten nahestehende Übergangsformen zu den Topfplacenten vorstellen und nur in unwesentlichen Bauteilen (Allantoiskrypten, circumplacentares Chorion) von einander abweichen. Schon Strahl (1904) hatte neben dem zentralen Blutbeutel dem circumplacentaren Chorion, einer Halbplacenta, als zusätzlicher Einrichtung im Sinne von Grosser für den Auf- und Abbau individual-spezifischer Eiweissstoffe im placentaren Stoffwechsel eine grosse Bedeutung zugeschrieben. Ebenso sieht Goetz in dem, an der Basalplatte der Placenta gelegenen, basalen Syncytium eine physiologische Hilfseinrichtung, die sich in ihrer Art bisher nur bei *Centetinae* fand.

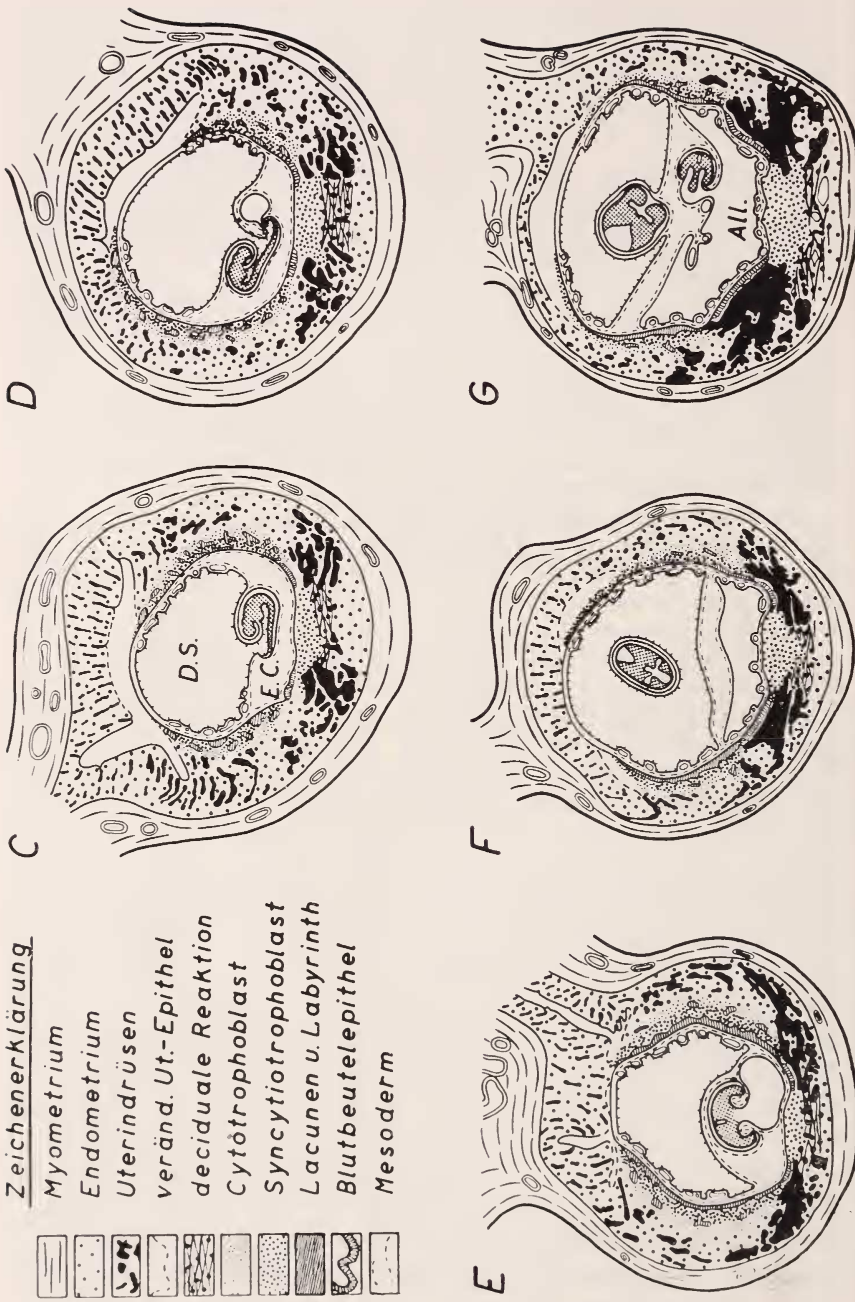
Neben der als besonders archaisch geltenden Insektivorenfamilie der *Centetidae* sind in neuerer Zeit auch mehrere andere, seltene Insektivoren-

gattungen auf ihre Frühentwicklung und Placentation hin untersucht worden. So berichtet HILL (1938) über die Placentation von *Potamogale velox*, die bei diesem Insektivor (ebenfalls aus der Familie *Centitidae*) rein allantoid sein soll und das ganze Uteruscavum beansprucht. Hier besteht die Placenta aus einer relativ kleinen, zentral gelegenen, hæmochorialen Placentarscheibe und einer nach aussen sich anschliessenden diffusen Placenta, die mit dem gesamten Rest der mütterlichen Schleimhaut in Verbindung steht. Die Allantois ist sehr gross und durch Septen unvollständig in vier Kammern geteilt, wobei die Scheidewände dem Gefässtransport von und zur Placenta dienen.

SANSOM (1937 u. 1938) hat die Placentationsverhältnisse der indischen Spitzmaus (*Crocidura caerulea*) untersucht und auf Grund der Fruchthüllen die Einreihung dieser Gattung bei den *Soricidae* (WEBER, 1928) bestätigen können. *Crocidura* hat einen fast völlig invertierten Dottersack mit splanchnopleuralen Zotten und einer starken Trophoblasthülle am Allantoisstiel; das Ei implantiert sich exzentrisch in einer Schleimhauttasche, die für längere Zeit durch eine Decidua capsularis vom Uterushauptlumen abgetrennt wird.

Durchaus ähnliche Verhältnisse fand WISLOCKI (1940) bei dem auf San Domingo lebenden *Solenodon paradoxus*. Die Hauptmerkmale der Placentation von *Solenodon* sind: 1) ein völlig invertierter Dottersack mit besonders starker Ausbildung der splanchnopleuralen Zotten, 2) das Fehlen einer entodermalen Allantois, 3) ein grosser Rest einer Decidua capsularis und 4) eine ausgedehnte Trophoblastscheide um den Allantoisstiel, durch den die allantoiden Gefässe das Placentarlabyrinth erreichen. *Solenodon* zeigt somit in seinem Placentarbau nahe Beziehungen zu den *Soricidae* und wenig Ähnlichkeit zu den *Centetidae*. WISLOCKI möchte darum, im Gegensatz zu WEBER, die *Solenodontidae* neben die *Soricidae* gestellt wissen; ALLEN (1910) und WEBER hatten sie unter den *Lipotyphla* bei den *Centetoidae* eingereiht.

Aus diesen kurzen Andeutungen und den älteren Untersuchungen (HUBRECHT, DE LANGE, RESINK, STRAHL und VERNHOUT) ergibt sich, welch grosse Mannigfaltigkeit wir in bezug auf das Eihaut- und Placentarverhalten bei den Kerfejägern antreffen, obwohl bei ihnen vorwiegend ein haemochorialer Labyrinthtypus der Placenta vorherrscht. So muss jeder Beitrag über den Placentarbau von bisher noch nicht untersuchten Insektivorenformen erwünscht sein, um zu einem biologischen Verständnis und zu gesicherten Vorstellungen über die systematische Gliederung und evolutive Rangordnung der Insektenfresserfamilien zu kommen. Die folgenden Darlegungen befassen sich vor allem mit der Placentation bei *Ericulus*, doch sollen auch einige Fragen von allgemein-biologischem Interesse gestreift werden.


Zeichenerklärung
Myometrium
Endometrium
Uterindrüsen
veränd. Ut.-Epithel
deciduale Reaktion
Cytotrophoblast
Syncytiotrophoblast
Lacunen u. Labyrinth
Blutbeutelepithel
Mesoderm
C
D.S.
E.C.
D
E
F
G
All.

II. EIGENE UNTERSUCHUNGEN.

Material und Technik.

Die Möglichkeit, die nachstehend beschriebenen Untersuchungen an einem grossen und einwandfrei behandelten Material durchzuführen, verdanke ich dem freundlich gewährten Entgegenkommen von Herrn Prof. H. Bluntschli. Es besteht zum kleineren Teil aus von ihm selbst im Jahre 1931 im südlichen Madagaskar konservierten Objekten und teilweise aus graviden Uteri, die in den Jahren 1937 und 1938 von Herrn W. Boetschi in Fort-Dauphin nach den gleichen, von Bluntschli angewandten Methoden fixiert worden sind und von Tieren aus der gleichen Gegend stammen, in welcher Bluntschli seinerzeit tätig war. Das den Untersuchungen zugrunde liegende *Ericulus*-Material ist von Hintzsche (1940) und mir (1938 und 1939) zum Teil schon mehrfach bearbeitet worden, zum Teil aber handelt es sich um neuangefertigte Serien.

Die Beschreibung des nicht-graviden Uterus folgt den Ergebnissen mehrjähriger, in Protokollen niedergelegten Beobachtungen an zahlreichen Schnittreihen, die hier jedoch nicht näher aufgeführt werden sollen, aber jederzeit einzusehen sind. Für die Untersuchungen über die Fruchthüllenbildung wurden 12 trächtige oder auf Gravidität verdächtige Uteri mit 15 verschiedenen Altersstadien herangezogen. Die einzelnen Schwangerschaftsphasen wurden dabei in alphabetischer Reihenfolge mit *A*—*N* (bezw. für nahe zusammengehörige Stadien z. B. mit E_1 und E_2) bezeichnet.

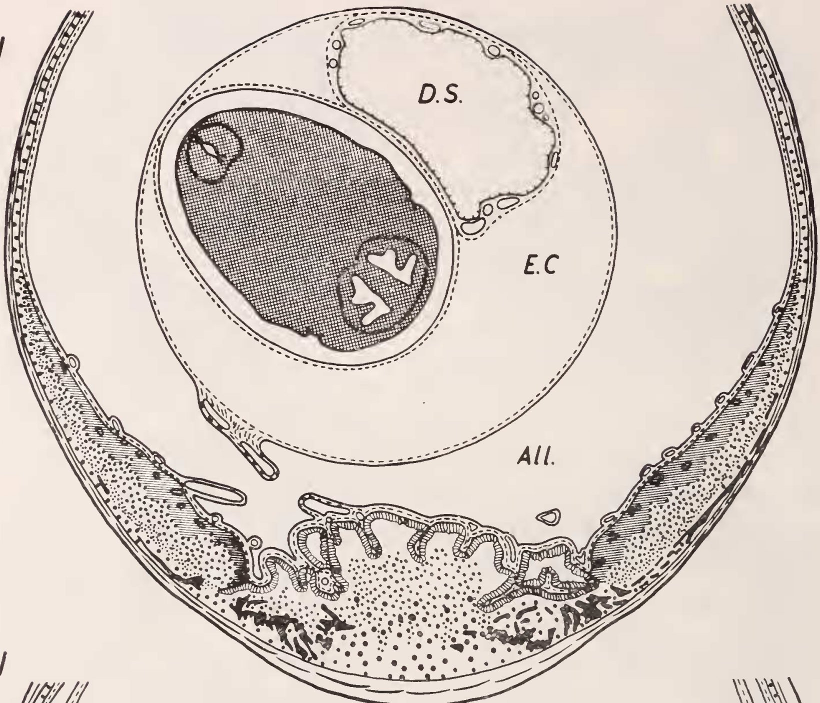
Das die vier jüngsten und gleichalten Entwicklungsstadien *A* enthaltende Genitale von *Ericulus setosus* A.T. 18 (Insektivoren-Serie 64 u. 64 *b*) zeigt äusserlich gleichmässig konturierte und pralle Uterushörner ohne sichere Anhaltspunkte für eine bestehende Gravidität. Der Fruchtträger (von *Ericulus set.* A.T. 19, Ser. 31 u. 31 *b*) der folgenden Phase *B* war äusserlich nur auf Grund der früher durchgemachten Trächtigkeiten auf Gravidität verdächtig; er enthielt aber in seinen beiden Hörnern insgesamt fünf, erst implantationsbereite Keime. Die

---

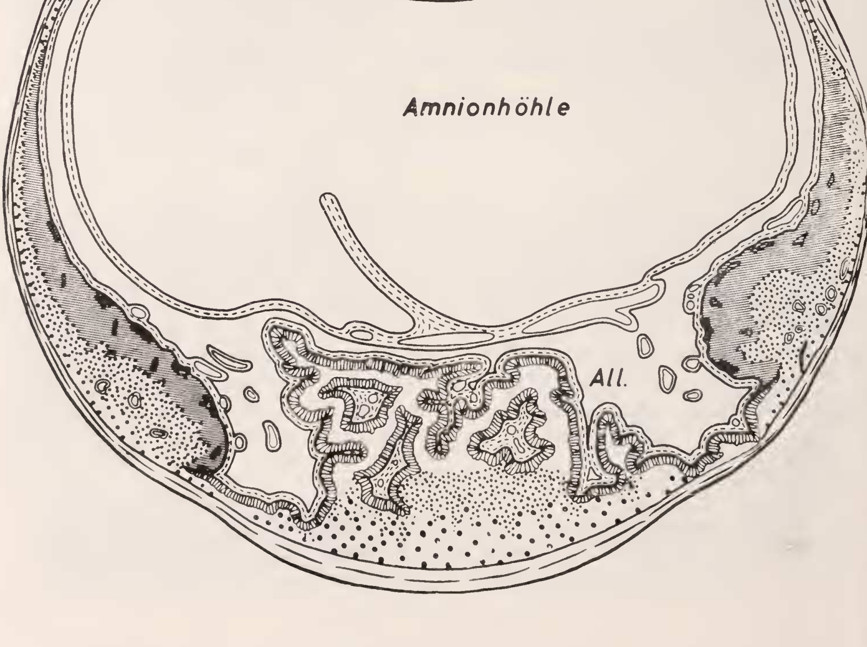
Abb. 1.

Schematische Darstellung der Fruchthüllen- und Placentarentwicklung der Stadien *C*—*G*. All. = Allantois; Bl.B. = Blutbeutel; D.S. = Dottersack; E.C. = extraembryonales Coelom. Vergrösserung bei allen Schemata etwa 8-fach.

H



J



Fruchtkammer *y* (Ser. 59 *a*) des fünffrüchtigen Uterus von *Ericulus set.* Nr. 2258, dessen Kugeln in fixiertem Zustand einen mittleren Durchmesser von 5—6 mm hatten, enthielt das Stadium *C* und die Kugel *z* (Ser. 59) des gleichen Tieres die Entwicklungsphase E_2. Von einem dritten Uterus (*Ericulus set.* Nr. 2259) mit ebenfalls fünf kugeligen Fruchtkammern (Durchmesser 6—6,5 mm) wurde die Kugel *z* in Querschnitte (Ser. 60) zerlegt und ist im folgenden als Stadium *D* bezeichnet. Die Fruchtkammer *y* (Ser. 60 *a*) des gleichen Uterus enthielt die Phase E_1 der Placentarentwicklung. Der Fruchtträger von *Ericulus set.* Boe 1937/11 zeigte an jedem seiner Hörner zwei Auftreibungen (Durchmesser in fixiertem Zustand etwa 6 mm), von denen je eine in Serie (Ser. 51: Stadium F_1, und Ser. 51 *a*: Stadium *G*) geschnitten wurde. Die zwischen den beiden eben genannten Entwicklungsstadien noch fehlende Phase F_2 (Ser. 56) gehört der Fruchtkammer *a* des Uterus von *Ericulus set.* Boe 1937/10 zu, die einen äusseren Durchmesser von ebenfalls 6 mm aufwies. Einem weiteren (7.) Uterus (von *Ericulus set.* b10 Boe 1938) wurde die Fruchtkammer des Stadiums *H* (Ser. 74) mit einem äusseren Durchmesser von 13 mm entnommen. Die nächste Phase *J* (Ser. 57*a*) der Placentarentwicklung fand sich im Uterus des Tieres Boe 1937/2; der äussere Durchmesser der fixierten und noch kugeligen Fruchtkammer belief sich auf 14—15 mm bei einer grössten Länge des Embryo von 15 mm. Der Kugeldurchmesser des anschliessenden Entwicklungsstadiums *K* (Ser. 55 *a* von *Ericulus set.* Boe 1937/3) betrug in fixiertem Zustand 17 mm (Placentardurchmesser: 14 mm) und die grösste Länge des Fetus 16 mm. Zwei Placenten des fünffrüchtigen Uterus von *Ericulus set.* Nr. 1975 wurden in Querschnittserien (Ser. 30—30 *c*) zerlegt und sind als Stadium *L* bezeichnet; die grösste Länge der zugehörigen Embryonen betrug 27 mm. Von einem elften Fruchtträger (von *Ericulus set.* b25 Boe 1938), der vier walzenförmige Auftreibungen zeigte, wurde eine Fruchtkammer mit einer grössten, in fixiertem Zustand gemessenen Breite von 65 mm und einem Durchmesser der noch verhältnismässig runden Placentarscheibe von 17 mm in Serie (Ser. 75) geschnitten und ist als Entwicklungsphase *M* eingetragen; die grösste Kopflänge des zugehörigen Embryos wurde mit 18 mm gemessen. Die Placenten des letzten (12.) Uterus (von *Ericulus set.* b28 Boe 1938) können auf Grund der Placentarentwicklung wie nach den Grössenmassen der Embryonen (grösste Kopflänge: 24 mm) wohl im wesentlichen als reif (Stadium *N*) angesehen werden. Die Fruchtkammern sind ebenfalls walzenförmig und die zur Untersuchung verwandte Fruchtwalze besass in fixiertem Zustand eine grösste Länge von 59 mm. Ihre elliptisch gestaltete Placenta hatte 14 : 19 mm Durchmesser.

Die Fixation der Uteri war durchwegs lebensfrisch in toto und an Ort und Stelle vorgenommen worden. Sie erfolgte bei den Tieren A.T.

Abb. 2.

Schemata der Eihüllen und der Placenta der Entwicklungszustände *H* und *J*.



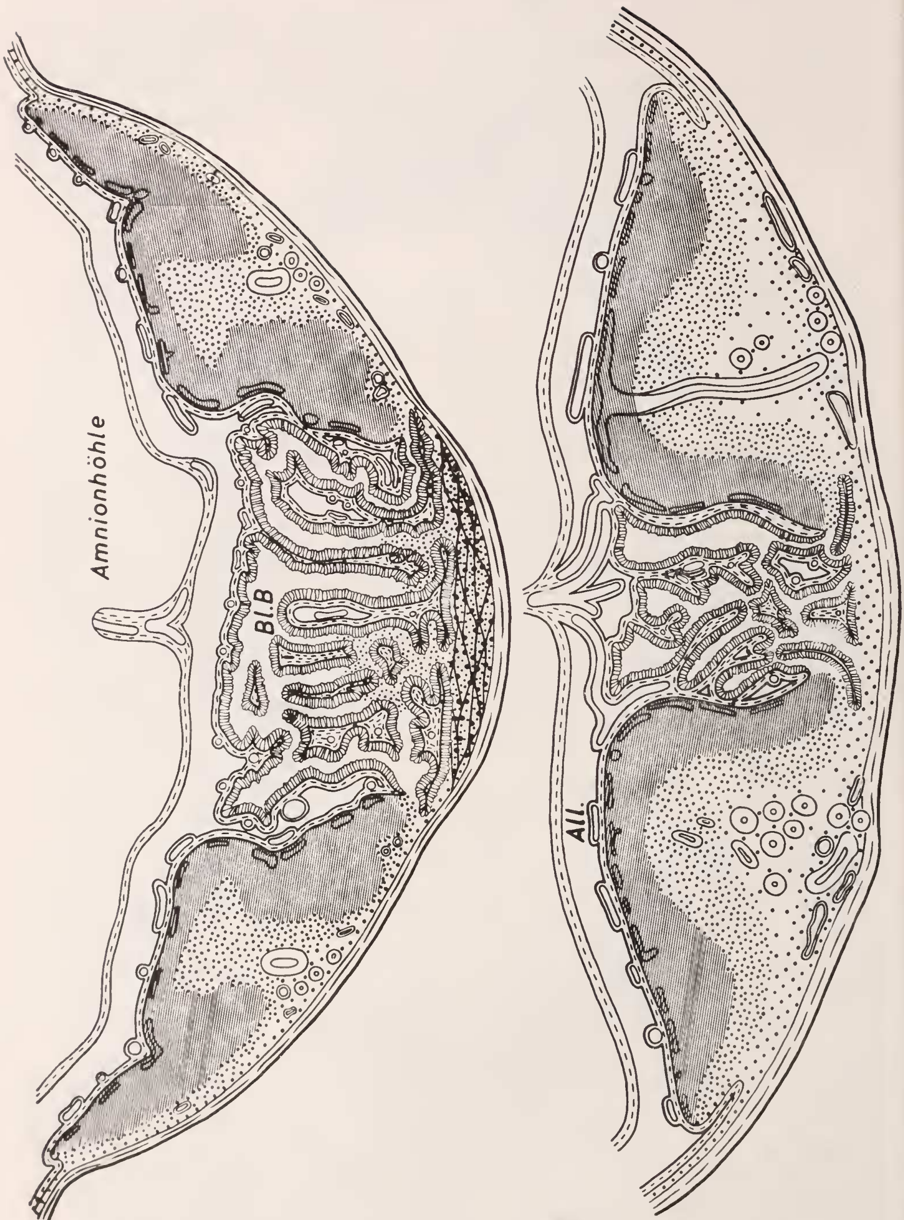
Abb. 3.
Schematische Darstellung der Placenten der Entwicklungsphasen *K* und *L*.

18—Nr. 2259 mit Susa-Lösung. Die Objekte mit der Bezeichnung Boe 1937/11—b28 Boe 1938 wurden mit 7—10%-igem Formol fixiert und entstammen, mit Ausnahme von Nr. 1975, den in den Jahren 1937/38 erhaltenen Sendungen. Die Schnittdicke beträgt in allen Schnitten 10 μ. Die Färbung wurde abwechselnd mit Azan und Eisenhämatoxylin-Orange G ausgeführt.

1. Der nicht-gravide Uterus.

Bevor ich auf die Beschreibung der einzelnen Entwicklungsstadien der Placenta eintrete, möchte ich einige allgemeine Bemerkungen über *Ericulus* und dessen Uterus vorausschicken. Die einzelnen Glieder der Familie der *Centetidae* unterscheiden sich trotz einer ziemlichen Gleichartigkeit in ihrem allgemeinen, anatomischen Bauplan dennoch hinsichtlich ihrer äusseren Erscheinungsformen (hellere und dunklere Rasse, Hautmuskulatur) und ihrer Zahnverhältnisse (Weber). Insbesondere zeigen die beiden *Ericulus*-Arten *Ericulus setosus* und *Ericulus (Echinops) telfairi* ebensowohl in sich als auch gegenüber der familiären Zahnformel gewisse Abweichungen (Schürch, 1938). Auch schon die Bezeichnung „hartstacheliger" Borstenigel lässt im Gegensatz zu *Centetes* und *Hemicentetes* auf eine andere Erscheinungsform des Stachelkleides schliessen. (Arnold, 1934).

Der Uterus von *Ericulus* ist wie der seines europäischen Vetters (*Erinaceus europaeus*) und überhaupt der niederen Placentalier doppelhörnig mit einem gemeinsamen, kurzen Halsstück. Das Querschnittbild des Uteruslumen ist im nicht-trächtigen Zustand entweder lanzett- oder I-förmig und meist leicht exzentrisch gelagert (Abb. 5). Es liegt abwechslungsweise einmal mehr der dorsalen (rektalen), einmal der ventralen (vesikalen) Aussenwand näher. Im Längsschnitt ist das Lumen infolgedessen etwas wellenförmig. Entsprechend der exzentrischen Lage der Uteruslichtung springt alternierend jeweilen auch die vordere oder hintere Hälfte des Ringmuskelmantels stärker nach aussen vor. Die zwischen Längs- und Ringmuskulatur gelegene Gefässchicht wird dabei auf der muskelstärkeren Seite deutlich verdünnt, um dafür auf der Gegenseite besser hervorzutreten. Auf der antimesometralen Seite springen die Längsmuskelbündel in vielen Fällen kammartig über die äussere Oberfläche vor, da sie durch darunter liegende, ebenfalls längs verlaufende stärkere Blutgefässe abgehoben sind (Abb. 5). Die die Gefässverteilung und das antimesometrale Längsbündel betreffenden Feststellungen hat auch schon Strahl am Voeltzkow'schen Material gemacht, dessen *Centetes* zugeschriebene Objekte sicher nicht alle der



M

N

Gattung *Centetes* angehören [1]. In einzelnen Fällen finden sich nun, in Abhängigkeit der durchgemachten Graviditäten, mehr oder weniger starke hyaline Gefässwandveränderungen und ebensolche grössere Felder in der Mucosa. Diese Gebiete mit blassen, deciduaähnlichen Zellen liegen in den oben angedeuteten Ausbuchtungen des Zirkulärmuskels. Da die Gefässwandveränderungen, auf die ich schon früher (1938) hingewiesen habe, bei vielen Säugetieren als typische Merkmale für vorausgegangene Trächtigkeiten gelten und sich hier im speziellen Fall topographisch wohl lokalisiert vorfinden, liegt immerhin die Vermutung nahe, die äusserlich nur wenig auffälligen Orte der muskulären Ausbuchtungen könnten in irgendeiner Weise mit den Placentarstellen in Zusammenhang gebracht werden. Die Ansicht, dass die Nidationsstellen sich in Abhängigkeit von der Gefässverteilung am Uterus vorfinden, wurde ebenfalls schon von Strahl geäussert; sie stützt die von amerikanischer Seite (Mossman, 1937) aufgestellte Hypothese des physiologischen Gefälles im Fruchtträger. Dieses Gefälle soll nach Mossman für die regelmässige Verteilung der jungen Keime im Uteruscavum mitverantwortlich und von der Blutzufuhr abhängig sein. Ein abschliessendes Urteil über diesen allgemein-wichtigen Fragenkomplex kann ich allerdings an Hand des *Ericulus*-Materials nicht geben.

Das Uterusepithel ist, wie bei allen Säugetieren, in den nichtgraviden Fällen, die mir vorgelegen haben, einschichtig-prismatisch, wobei die Epithelhöhe entsprechend der Zyklusphase schwankt. Die Drüsenschläuche sind meistens gestreckt oder leicht geschlängelt (Abb. 5); ihr Epithel ist einschichtig-kubisch bis prismatisch.

2. *Frühe Keimstadien.*

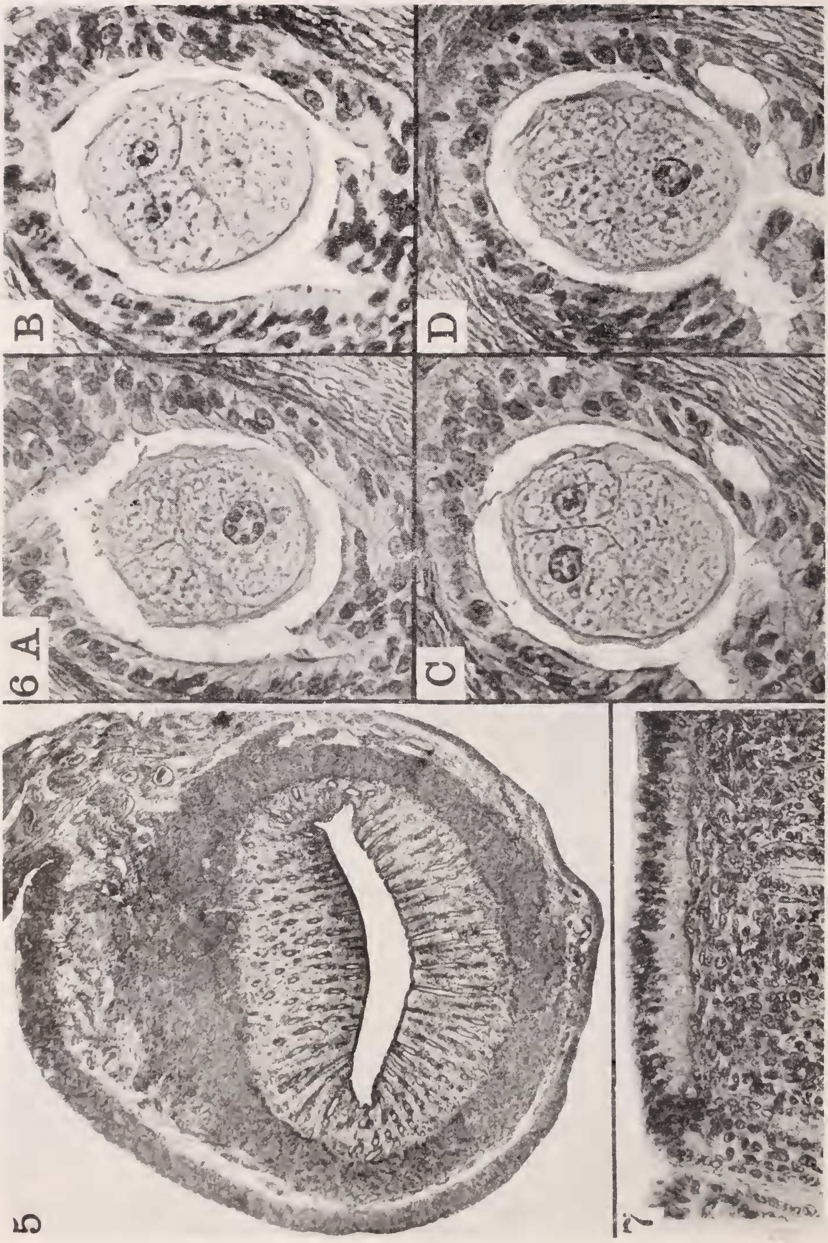
Stadium A.

Abgesehen von den dreizehn befruchteten und schon früher beschriebenen Eiern, die sich im Vorkernstadium und im Ovulationsablauf befinden (Strauss, 1938 u. 1939), lagen in den beiden

[1] Arnold und Goetz kamen schon zu dem Schluss, dass einzelne der Objekte den Arten *Hemicentetes* und *Ericulus* zugehören, was ich durchaus bestätigen kann. Insbesondere die Placenta (Abb. 60 von Strahl) des „Uterus gravidus von *Centetes* Nr. 7" hat typische *Ericulus*-Konfiguration; auch der zugehörige Embryo wurde im übrigen von Arnold an der Schnauzenbildung sicher als *Ericulus*-Fetus erkannt. Auch die Placenta der Strahl'schen Abbildung 54 (*Centetes* Nr. 5) könnte sich auf *Ericulus* beziehen.

Abb. 4.

Schemata der Fruchthüllen und der Placenta in den Stadien *M* und *N*. Nähere Erläuterungen zu den Skizzen finden sich im Text.


6 A
B
C
D
5
7

Tubenisthmen eines Tieres (Ser. 64 u. 64 *b*) je zwei Vierzellenstadien (Abb. 6 A—D). Sie sollen hier nicht näher beschrieben werden und sind nur der Vollständigkeit halber mitangeführt. Die beigegebenen Bilder erläutern zur Genüge den Befund.

Das Endometrium der zugehörigen Uterushörner zeigt gewisse praegravide Veränderungen (Abb. 7), die sich prinzipiell während der Tubenpassage der Keime in der sog. „Luteinphase" des Uterus einstellen. Sie bestehen generell in einer Höhenzunahme des einschichtigen Epithels, subepithelialer Bindegewebsverdichtung infolge Drüsenerweiterung und Zunahme der Durchblutung. Besondere, streng lokalisierte adaptive Veränderungen (Einbettungsgruben etc.) finden sich nirgends.

Stadium B.

Das nächstfolgende, schon in utero befindliche Entwicklungsstadium von *Ericulus* ist eine Blastocyste mit einem ungefähren Durchmesser von 80 μ. In den beiden Uterushörnern des betreffenden Tieres konnte ich fünf, etwa gleich weit entwickelte Keimblasen dieser Phase beobachten. Die Durchmesser dieser fünf, sich eben implantierenden Keime liegen zwischen 70 und 90 μ, sodass eine Vergrösserung der Blastocysten gegenüber dem Reifei mit 84 μ Durchmesser (vgl. Strauss, 1938) noch nicht stattgefunden hat. Dafür sprechen auch die noch erhaltenen Zonae pellucidae. Die Keimblase besteht aus einer Trophoblasthöhle, auf deren einer Seite sich der noch undifferenzierte Embryonalknoten findet, während die übrige Wandstrecke von einem einschichtigen Trophoblast gebildet wird (Abb. 8). Zu einer Entodermbildung ist es noch in keinem der Fälle gekommen.

Abb. 5.

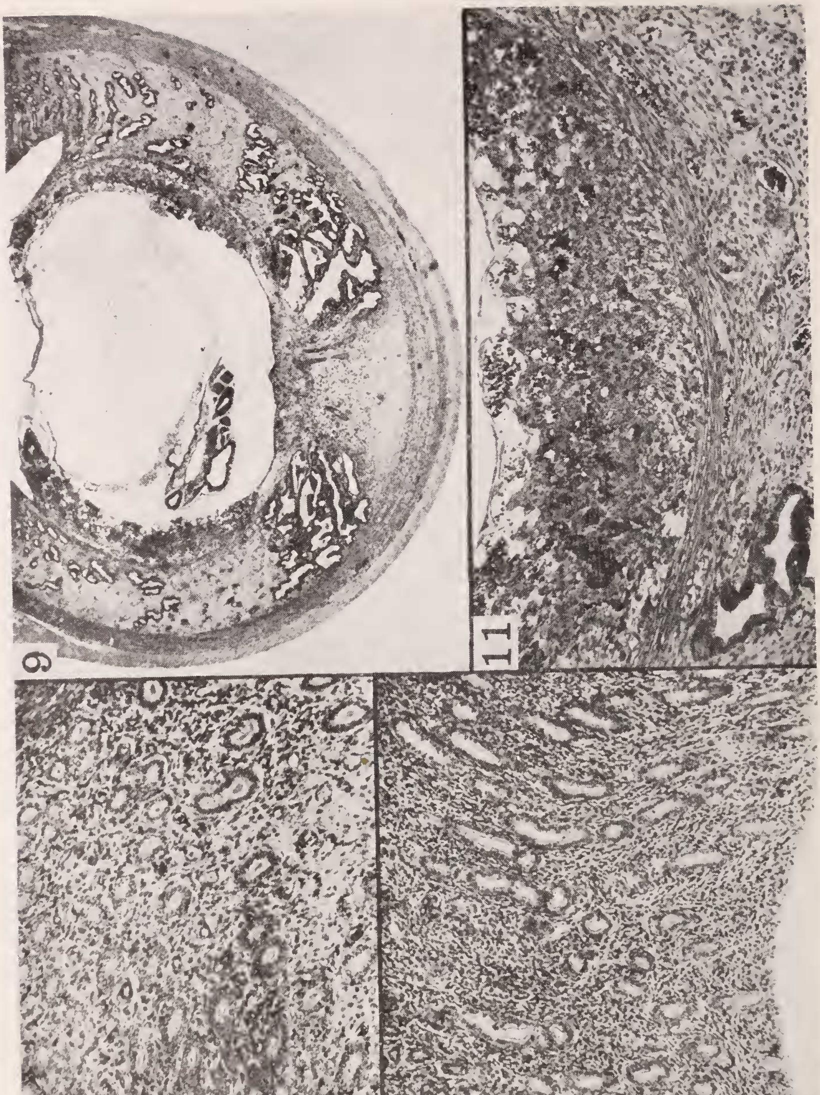
Übersichtsbild eines nicht-graviden *Ericulus*-Uterus (Ser. 8, 30/7; Hämalaun-Eosin). Vergr. 24-fach.

Abb. 6.

A—D: Vier aufeinanderfolgende Schnitte eines *Ericulus*-Keimes im Vierzellenstadium, im Tubenisthmus gelegen (Entwicklungsstadium *A*) (Ser. 64 *b*, 22/3—6, Ei II; E-Or G). Vergr. 320-fach.

Abb. 7.

Uterusepithel aus der „Luteinphase" (Stadium *A*) (Ser. 64, 15/18, Azan). Vergr. 160-fach.


9
11
8
10

Die jungen Keime liegen den Seitenwänden des Uterushornes an, befinden sich also wie die *Hemicentetes*-Keime in „orthomesometraler“ Lage (Goetz, 1937*a*); doch ist von einer alternierenden Stellung der *Ericulus*-Keimblasen im Gegensatz zu dem Verhalten bei *Hemicentetes* nichts zu sehen. Da sich in jedem Horn nur zwei bis drei Keime finden, spielt hier diese besondere Art einer raumschaffenden Verteilung keine Rolle. Die Anwesenheit der Blastocysten hat in dieser Phase schon in allen Fällen zu lokalen Schleimhautveränderungen geführt. Das Oberflächenepithel zeigt auf beiden Mucosaseiten eine deutliche Einbuchtung, die den Keim in vivo jeweils bis zu seinem Äquator umfassen dürfte (Abb. 8). In diese Schleimhautbuchten münden stets Drüsen ein, sodass die *Ericulus*-Blastocyste eben nicht mehr völlig im Uteruslumen liegt, sondern zum Teil schon von einem Schleimhautbecher aufgenommen wird. Das Epithel des ganzen Fruchtträgers ist im Gegensatz zu *Hemicentetes* (Goetz) hoch, einschichtig-prismatisch und lässt, abgesehen von diesen Keimabdrücken, keinerlei Unterschiede erkennen (Abb. 8). Es fehlen im Epithel jegliche Anzeichen einer Zellvermehrung, noch ist es an irgendeiner Stelle zum Verlust der Kinozilien gekommen. Im Bereich der Epithelgruben, die sich die Keime geschaffen haben, finden sich auf der Seite der Blastocysten wie auf der Gegenseite, also dorsal und ventral, in gleicher Weise verstärkte, subepitheliale Bindegewebsveränderungen, welche in einer weiteren Verdichtung des Stromas und einer verstärkten kapillaren Durchblutung bestehen (Abb. 8). Diese ersten Anpassungen des Endometriums an den nidationsbereiten Keim nehmen knapp ein Drittel der Schleimhauthöhe ein und dehnen sich auch

---

Abb. 8.

Implantationsbereite *Ericulus*-Blastocyste (Stadium *B*) (Ser. 31 *b*, 34/17, Azan). Vergr. etwa 100-fach.

Abb. 9.

Übersichtsbild der placentaren Entwicklungsphase *C* (Ser. 59 *a*, 24/3, E-Or G), Vergr. etwa 15-fach.

Abb. 10.

Falsches Placentarkissen des Stadiums *C* (Ser. 59 *a*, 17/6, Azan). Vergr. 72-fach.

Abb. 11.

Teilbild der Praeplacenta aus dem gleichnamigen Entwicklungszustand *C* (Ser. 59 *a*, 24/3, E-Or G). Vergr. 72-fach.

in der Längsrichtung des Uterushornes nur wenig (60—100 μ) über die Grenzen der Epithelgruben hinaus aus. Somit haben sich im Endometrium schon bestimmte Implantationsfelder abgesetzt, in deren Bereich in Bälde die endgültige Anheftung der Keimblasen erfolgen dürfte. Auffällig ist dabei nur, dass es, analog zum Verhalten bei *Hemicentetes*, in beiden Uteruswandungen zu gleichsinnigen Schleimhautveränderungen kommt. Bisher ist es allerdings in diesem Entwicklungsstadium nirgends zu einer Verklebung zwischen Keimblase und Endometrium gekommen, sodass die erhobenen Befunde über die dorsale oder ventrale Lage der Blastocysten noch keineswegs als endgültig angesehen werden können. Die Frage, in welchem der beiden Felder sich die Blastocyste implantieren wird, muss dabei offen bleiben, denn weder die in diesem Stadium erhobenen Befunde noch die späteren Placentarphasen geben darauf eine Antwort.

Wie oben erwähnt finden sich die fünf Blastocysten alle in lateraler Stellung zum Mesometrium, was vermuten lassen könnte, dass eine orthomesometrale Implantation zustande kommen wird. Dem ist aber offensichtlich nicht so. Die Durchsicht der folgenden, besonders der jungen Placentarstadien lässt stets einen antimesometralen Sitz der Placenta erkennen (vgl. dazu Abb. 1). Die genaue Durchmusterung der einschlägigen Serien zeigt manchmal allerdings leicht angedeutete Übergänge zur orthomesometralen Modifikation; dennoch ist nach meiner Erfahrung die Orientierung der Placenta im Uterus bei *Ericulus* in der Mehrzahl der Beobachtungen als typisch a n t i m e s o m e t r a l zu bezeichnen. Dabei mag nicht ausgeschlossen sein, dass der hartstachelige Borstenigel in gewisser Hinsicht doch einen Übergangstypus zwischen antimesometraler und lateraler Implantationssituation vorstellen kann.

Die implantationsbereite Entwicklungsphase von *Ericulus* (Stadium *B*) ist nur wenig älter als das von Bluntschli (1937) und Goetz (1937*a*) für *Hemicentetes* beschriebene Stadium I. Dort handelt es sich um eine erst einschichtige, 16 Zellen zählende Blastula, „die auf die Schleimhaut, der sie unmittelbar anliegt, keinerlei Einfluss gehabt hat" (Goetz, S. 289). Andererseits ist aber mein Stadium *B* wiederum jünger als das Goetz'sche Stadium II, bei dem es schon zur Resorption des mütterlichen Epithels und zur Anlage des Dottersackes gekommen ist. Die *Ericulus*-Phase *B* kann bezüglich ihres Entwicklungszustandes wohl am besten mit der von Sansom auf seiner Abb. 5 (Tafel XX) wiedergegebenen Blastocyste von *Crocidura* in Parallele gesetzt werden.

3 Junge Placentarstadien.

Die Nidationsvorgänge und die ersten Schritte zur Placentarbildung lassen sich für *Ericulus* leider nicht an einer so lückenlosen Serie verfolgen, wie es für *Hemicentetes* möglich war. Zwischen dem eben geschilderten implantationsbereiten Stadium *B* und der nächsten Entwicklungsstufe *C* klafft in dem verfügbaren Material noch eine grosse Lücke. Dagegen reicht die Serie bis in die Spätphasen des Placentarverhaltens.

Auf den Ausbildungsgrad der den jungen Placentarstadien zugehörigen Früchte trete ich nicht näher als unbedingt notwendig ein. Ich verweise zwecks genauerer, diesbezüglicher Orientierung auf die Untersuchungen von Hintzsche am gleichen Material.

Stadium C.

Diesem Stadium gehört eine Fruchtkammer mit einem Embryo von 18 Ursegmentpaaren an. Seine entodermale Allantoisanlage ist noch recht klein, sie dringt an mehreren Stellen fingerförmig in das allantoide Bindegewebe vor, das frei im Exocoel liegt. Die Allantois reicht also noch nirgends an das Chorion heran. Nach dem Zustand der Fruchthüllen zu urteilen ist diese Entwicklungsphase von *Ericulus* etwas jünger als das *Hemicentetes*-Stadium VII von Goetz.

Ein grosser und weitgehend vaskularisierter Dottersack (D.S.) nimmt neben dem Embryo und dem Exocoel (E.C.) den grössten Teil der Fruchtkammer ein (Abb. 1, Schema C, und Abb. 9). Ein breiter Choriongürtel vermittelt die Verbindung zwischen Mutter und Frucht. Dieser Gürtel ist (im Bild) oben und unten anders als in den Seitenteilen; er wird unten, am Placentarpol, durch die später allantoid werdende Placentaranlage dargestellt und ist oben, d. h. gegen das Uteruslumen hin, durch ein Chorion laeve repräsentiert. So muss auch die Uterusschleimhaut eine deutliche Dreigliederung erkennen lassen, wobei ihre einzelnen Abschnitte ziemlich scharf gegeneinander abgesetzt sind.

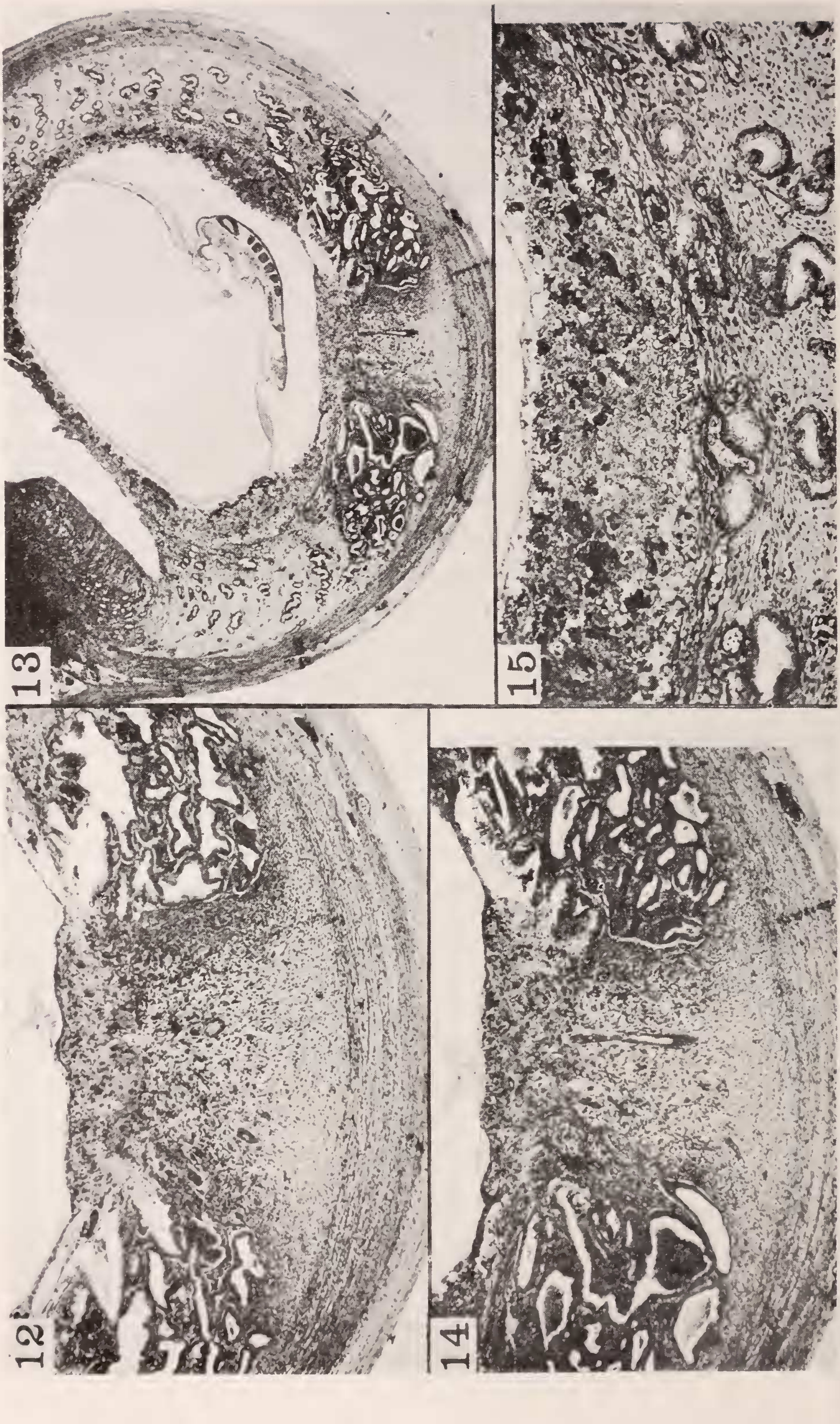
Die dem Chorion laeve gegenüber liegende Mucosa ist leicht eingedellt; sie zeigt keine Veränderungen im Sinne von vermehrter Durchblutung, Auflockerung usf. (Abb. 10); doch ist ihr Epithel stark abgeflacht (niedrig-kubisch) und leicht aufgelockert. Einzelne Epithelzellen sind unscharf begrenzt und teilweise von vakuolärem Bau, nirgends aber findet sich ein Epithelverlust. Über die Grenzen dieser Epithelveränderungen orientiert am besten das Schema C

der Abb. 1. Es zeigt, dass sie scharf mit der etwa elliptisch zu denkenden Ausdehnung des Chorion laeve zusammenfallen, und so lag wohl im Leben das veränderte Epithel dem glatten Chorion ohne Verwachsung dicht an.

Der nächstfolgende Endometriumabschnitt kann als Decidua parietalis bezeichnet werden und ist durch die Verwachsung mit dem breiten, seitlichen Choriongürtel gekennzeichnet. Der augenfällige Übergang des unveränderten, embryofernen Schleimhautbezirkes in diese Zone (mit starker, interglandulärer Auflockerung, Drüsenschlängelung und vermehrter Durchblutung) erfolgt an der Grenze zwischen der gedehnten Vorder- und der weniger umfangreichen Hinterwand des Uterushornes (siehe Teilbild C der Abb. 1 und obere rechte Ecke der Abb. 9). Trotz der im Schema C sehr schön sichtbaren, starken Dehnung, die das placentare Uterinsegment erfahren hat, wölbt sich zu beiden Seiten des Choriongürtels ein kleiner Schleimhautbezirk gegen die Lichtung des Fruchtträgers vor. Er besitzt zum Teil noch ein intaktes, zum Teil schon ein verändertes Epithel. Ich möchte diesen ringförmigen Bezirk als eine unvollständige Decidua capsularis auffassen. Ist diese Anschauung richtig, dann liegt hierin ein wesentlicher Unterschied gegenüber *Hemicentetes*, bei dem eine zentrale Implantation erfolgt. Wenn sich also bei *Ericulus* eine immerhin inkomplette Decidua capsularis findet, muss hier wohl ein anderer Implantationsmodus stattgefunden haben. Ich nehme an, dass die Nidation des *Ericulus*-Keimes exzentrisch erfolgt, weil keinerlei sichere Anhaltspunkte für eine geschlossene deciduale Kapsel vorliegen und andererseits noch ein primäres Chorion laeve zur Feststellung gekommen ist.

Der dritte Abschnitt der mütterlichen Schleimhaut ist weniger scharf gegen die als Decidua parietalis benannte, mittlere Zone abgesetzt, aber nichtsdestotrotz ebenso gut ausgeprägt. Er ist vor allem durch seine (basale) Lage, die exzessive Schlängelung und starke Erweiterung der Uterindrüsen gekennzeichnet. In seiner Mitte findet sich die uns schon von *Hemicentetes* her bekannte b a s a l e B i n d e g e w e b s p l a t t e (Goetz), offenbar dieselbe Einrichtung, die von de Lange als e c h t e s P l a c e n t a r k i s s e n bezeichnet wurde. Auf Grund der analogen Verhältnisse bei *Hemicentetes* und der nach Mossman für fast alle Placentalier gültigen Regel, dass der Dottersack der Implantations-

stelle gegenüber liegt, komme ich zu dem Schluss, in dieser Bindegewebsplatte auch für *Ericulus* den Ort der erfolgten Nidation zu sehen. Diese Stelle wird uns in der Folge immer als Ausgangspunkt für die Orientierung dienen; um sie herum baut sich allmählich die ganze Placenta auf. Im Zentrum dieser durch die stark erweiterten tubulo-alveolären Drüsen flankierten Bindegewebsplatte (Abb. 12) finden sich nur noch ganz vereinzelt sehr schlanke und offenbar inaktive Drüsenreste. Es sind bereits solide Trophoblastzapfen in sie eingewachsen und haben schon den grössten Teil der Drüsenschläuche absorbiert. Auch hier hat, wie bei *Hemicentetes*, das interglanduläre Bindegewebe auf die Einwirkungen des wuchernden Trophoblastes mit einer starken Faserproduktion, insbesondere nach oben und nach der Seite zu, reagiert. In die Maschen dieses derben Faserfilzes sind typische Deciduazellen eingestreut, wo sie lateral besonders zahlreich anzutreffen sind. Dem Bindegewebssockel liegt eine Gewebsschicht aus Resten von Bindegewebsfasern, kleinen Inseln von extravasiertem mütterlichen Blut und Syncytiotrophoblast auf. Es dürfte sich um die ehemals oberste Partie der Bindegewebsplatte handeln, die den Einflüssen des Trophoblastes nicht mehr Stand halten konnte und in der jetzt die mütterlichen Elemente abgebaut worden sind. Diese Schicht trägt also alle Charakteristika einer T r o p h o s p o n g i a im Sinne von DE LANGE (1933). (Der Ausdruck Trophospongia geht ursprünglich auf HUBRECHT zurück, ist dann durch RESINK genauer dargestellt worden und wird nun von DE LANGE in einer neuen, verständlicheren Fassung gebraucht, der ich mich anschliesse.) Gegen das Exocoel hin wird die Trophospongia von einer einschichtigen, mesodermbedeckten und gefässfreien Cytotrophoblastlage abgeschlossen, von der auch die Trophoblastelemente in der Trophospongia und in der Bindegewebsplatte abzuleiten sind. Seitwärts von der Basalplatte überspannt diese Cytotrophoblastdecke die stark erweiterten Drüsen (Abb. 12), um dann in den vielschichtigen, seitlichen Choriongürtel, eine massige Trophoblastwucherung, überzugehen. Gegenüber dem Verhalten bei *Hemicentetes* fällt an der Basalplatte von *Ericulus* als charakteristisch auf, dass sie im Niveau der umgebenden Placentarpartien liegt, eher sogar etwas gegen das Exocoel vorragt, dass sie von einer Trophospongia bedeckt ist und dass grössere Drüsenschläuche mit eingewuchertem Trophoblast fehlen.


13
15
12
14

Zu beiden Seiten der Basalplatte liegen stark erweiterte und geschlängelte Drüsen. Sie enthalten teilweise geronnenes Sekret und vereinzelt auch mütterliche Blutkörperchen. Die der basalen Bindegewebsplatte am nächsten liegenden Drüsen sind in ihren obersten Abschnitten mit Trophoblastzellen angefüllt (Abb. 12, linke Bildhälfte); auch zeigen sich an einigen mündungsnahen Drüsenzellen Auflösungsvorgänge, die zum Teil an das Verdämmern von Knorpelzellen erinnern. Im übrigen aber haben die Drüsenzellen ein hochprismatisches Epithel, was zusammen mit der Erweiterung der Drüsenschläuche und der verstärkten, interglandulären Durchblutung auf eine erhöhte Sekretionstätigkeit schliessen lässt. Den grösseren Teil dieser Drüsen, die später in das Bodengebiet des Blutbeutels einbezogen werden, möchte ich mit Goetz als zentrales Drüsenfeld bezeichnen. Sie münden zur Zeit noch in einen ringförmig um die basale Bindegewebsplatte gelegenen Graben, der von der einschichtigen Cytotrophoblastdecke glatt überspannt wird. Die Zellen dieser Decke, welche später zu dem so charakteristischen, hohen Chorionektoderm des Blutbeutels wird, sind jetzt noch kubisch und in ihrem Cytoplasma homogen. Die gegen den Graben gerichtete Oberfläche ist leicht zackig und der unter dieser Deckschicht gelegene Raum enthält die gleichen Materialien wie die erweiterten Drüsenschläuche. Dass es sich bei dem hier geschilderten Komplex um die erste Anlage des B l u t b e u t e l s handelt, unterliegt keinem Zweifel.

Seitlich von ihr verdickt sich das Chorion zu einer mächtigen Trophoblastschale (Abb. 1 C und 9), die, je weiter wir uns vom Zentrum der gesamten Placentaranlage entfernen — das ist ein Unterschied zum Verhalten bei *Hemicentetes* — nicht an Höhe ab-

---

Abb. 12.

Placentarkissen mit zentralem Drüsenfeld des Stadiums *C* (Ser. 59 *a*, 23/8, Azan). Vergr. 32-fach.

Abb. 13.

Übersicht über das placentare Uterinsegment der Phase *D* (Ser. 60, 30/11 Azan). Vergr. etwa 15-fach.

Abb. 14.

Detailbild des Placentarpoles aus Abb. 13 bei stärkerer Vergrösserung (32-fach).

Abb. 15.

Ausschnitt aus der Trophoblastschale des Stadiums *D* (Ser. 60, 30/9, Azan) Vergr. 72-fach.

nimmt. An dieser Chorionplacenta sind dabei deutlich wieder zwei Zonen zu unterscheiden (Abb. 11): 1) eine aus hellen Zellen mit gut sichtbaren Grenzen bestehende Gewebslage, die die völlig epithelentblösste und jegliche deciduale Reaktion vermissen lassende Mucosa überdeckt. Nur einige dichtere, oberflächliche Bindegewebszüge, die an einzelnen Stellen den eindringenden, cytotrophoblastischen Elementen etwas nachgegeben haben (rechter Bildrand der Abb. 11), scheinen die darunter liegende Decidua parietalis vor weiteren Zugriffen des Trophoblastes zu schützen. Als zweite Zone schliessen sich an die helle Cytotrophoblastschicht nach innen kerndichtere Zellreihen mit nicht überall nachweisbaren Zellgrenzen an. Diese Zellverdichtung kann wohl in erster Linie mit den ausgedehnten, durch mütterliches Blut erfüllten Lakunen in Verbindung gebracht werden, die an Grösse und Ausdehnung von der mütterlichen nach der kindlichen Seite hin zunehmen. Vor allem liegen unter der Choriongrundplatte grosse, langgestreckte Kavernen, die sich gegen das Chorion laeve hin zu randständigen Sinus erweitern. Diese Sinus, denen wir noch öfters begegnen, sind nicht mit einem Sinus terminalis der (kindlichen) Area vasculosa zu verwechseln. Eine Bindegewebsversorgung und damit auch eine fetale Vaskularisierung dieser weit ausgreifenden Trophoblastschale fehlen noch völlig, obwohl schon im Bereich der Dottersackanlagerung mit dem omphaloiden Mesoderm Gefässe bis an die innere Oberfläche herangekommen sind. Nach dieser Darstellung dürfte der mächtige Choriongürtel bei *Ericulus* einigermassen dem viel vollständigeren Trophoblastmantel des europäischen Igels vergleichbar sein. Ihn hat Resink (1903) mit dem Ausdruck Praeplacenta bezeichnet. In beiden Fällen findet sich jene charakteristische Zweischichtigkeit mit dem peripher gelegenen Cytotrophoblast und der Grössenzunahme der Blutlakunen nach der fetalen Seite hin. Auch die Reaktion der mütterlichen Schleimhaut ist in beiden Fällen völlig gleichartig.

An die Choriovitellinplacenta, zu der diese eben beschriebene Trophoblastschale durch die Anlagerung des Dottersackes geworden ist, schliesst sich beidseitig das Chorion laeve an. Es besteht gegen das Uteruslumen zu aus einer stark abgeflachten, einschichtigen Cytotrophoblastlage, auf die nach innen das gefässlose somatische Mesoderm und dann das flachkubische Dottersackentoderm folgen. Irgendwelche aktiv proli-

ferierende Erscheinungen fehlen diesem Chorion laeve völlig. Bei *Ericulus* bleibt, wie wir noch sehen werden, auch in den späteren Stadien ein gefässfreies und damit inaktives Chorion laeve erhalten. Hierin zeigt sich ein ausgesprochener Gegensatz zu *Hemicentetes*, bei dem nur das bilaminare Chorion laeve inaktiv ist und das bei der Vaskularisierung des gesamten Dottersackes in die Omphalochorionplacenta miteinbezogen wird.

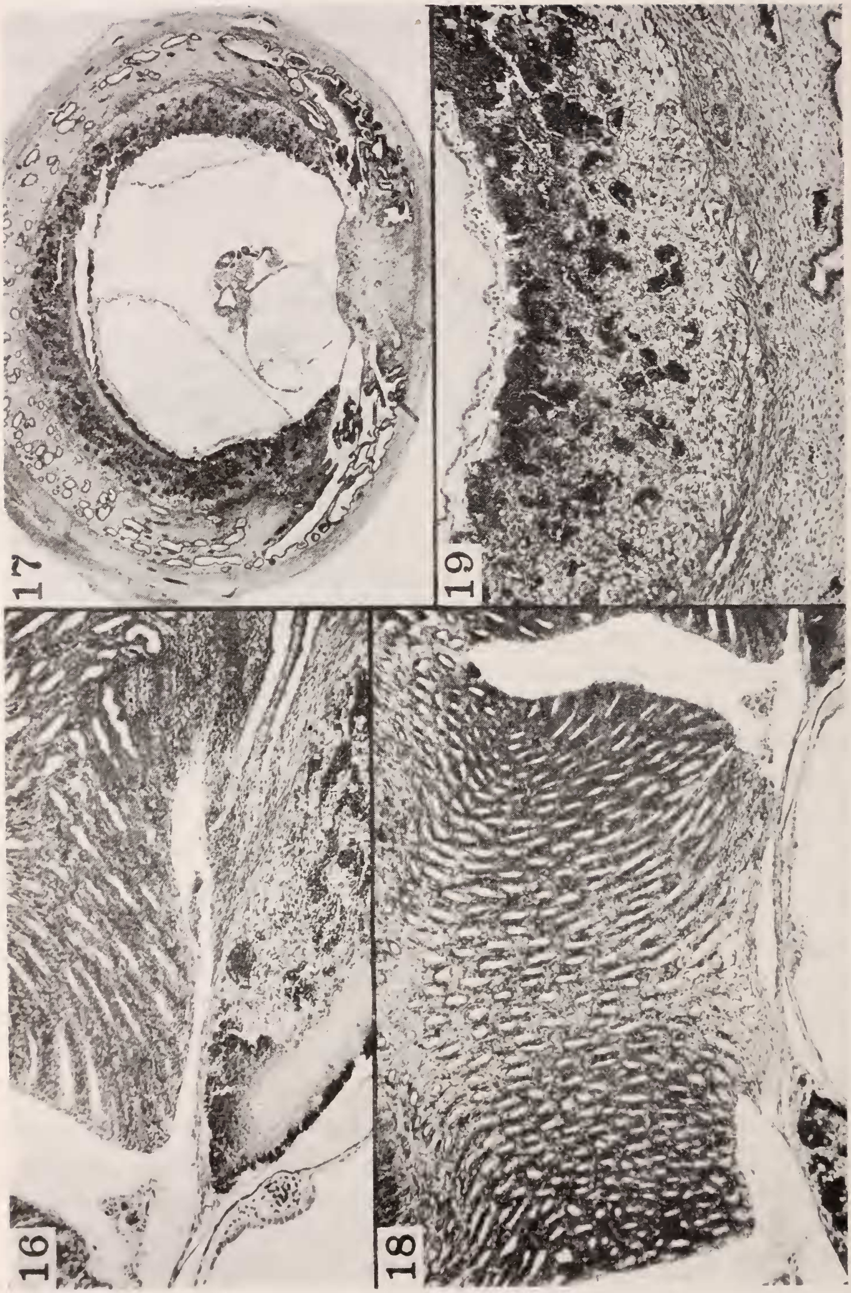
Stadium D.

Nach dem Ausbildungsgrad der Eihäute zu urteilen steht dieser Entwicklungszustand dicht vor dem *Hemicentetes*-Stadium VII; der zugehörige Embryo hat rechts 19 und links 20 abgegrenzte Ursegmente. Die entodermale Allantois dringt wie im Stadium *C* an mehreren Stellen in die stark vaskularisierte mesodermale Allantois ein, die jetzt am Implantationsort gerade dem Placentarkissen anliegt, ohne aber mit ihm verwachsen zu sein. (Im Schema D der Abb. 1 kommt dieser Zustand allerdings noch nicht zum Ausdruck.)

Am Placentarkissen (Abb. 14) hat sich die Trophospongia gegenüber dem Vorstadium (Abb. 12) verdickt; es sind frische Trophoblastelemente ausgeschwärmt, die die medial gelegenen Schläuche des zentralen Drüsenfeldes stärker angefressen haben. Die den Mündungsgraben überspannende Trophoblaststrecke ist verstärkt und zeigt deutliche Resorptionserscheinungen.

Im Bereich der Choriovitellinplacenta sind die chorialen Blutlakunen grösser als im Gebiet der Anlagerung des Exocoels (Abb. 13) und gegen das Chorion laeve hin ist wiederum ein grösserer Randsinus vorhanden. Einzelne Sprossen aus zelligem Trophoblast haben die nun schon dünneren Grenzlagen der mütterlichen Schleimhaut durchstossen können. Cytotrophoblast umspinnt dort die obersten Windungen der korkzieherartigen Drüsenschläuche, zwischen denen recht lockeres Bindegewebe liegt. Weite mütterliche Kapillaren ziehen zum Omphalochorion und ergiessen sich dort in das Lakunensystem.

Das placentare Uterinsegment ist im Ganzen stärker ausgezogen als im vorhergehenden Stadium. Die Schwangerschaftsveränderungen des mittleren Mucosaabschnittes greifen leicht und dabei zangenartig auf die nicht-placentare Uterusseite über, sodass dort in den seitlichen Partien eine leichte Schleimhautauflockerung festzustellen ist. Auch die embryoferne Mucosa ist bereits gewissen


17
19
16
18

Veränderungen unterworfen, was sich im folgenden Abschnitt noch deutlicher zeigen wird.

Stadium E.

Hier sollen zwei ziemlich gleichalte Placentarstadien (E_1 und E_2) besprochen werden, für die ich nur ein gemeinsames Schema wiedergebe (Abb. 1 E).

a) Die etwas jüngere dieser beiden Phasen (E_1) enthält einen Embryo mit 23 wohl ausgebildeten Segmenten. Sie ist etwas weiter entwickelt als das Stadium VII von *Hemicentetes*. Die Allantoisblase wird hier von frei durch das Lumen laufenden Gefässen durchzogen und ist mit ihrem mesodermalen Anteil etwas einseitig an die Blutbeutelanlage und die basale Bindegewebsplatte angelagert (Teilbild E, Abb. 1 und Abb. 17). Mit dieser Anlagerung erreichen also erstmals allantoide Gefässe das echte Placentarkissen, ohne sich aber dort in dem schon vorhandenen Exocoelmesoderm über die Anlagerungsstellen hinaus auszubreiten.

Das Placentarkissen wölbt sich gegenüber dem Niveau der Blutbeutelanlage leicht gegen das Exocoel vor (Abb. 17), sodass beidseitig eine flache Rinne gebildet wird, die sich in den späteren Stadien noch verbreitert und etwas vertieft. Die Höhe der Trophospongia hat gegenüber den Vorstadien deutlich zugenommen, die oberflächliche Trophoblastdecke hat sich verstärkt und nach allen Richtungen stossen grössere Trophoblastzapfen vor, die etwa zwei Drittel der Gesamthöhe der Trophospongia durchsetzen. Dabei finden sich in den basalen Teilen dieser Zone noch zahlreiche intakte, mütterliche Kapillaren; mehr gegen die Oberfläche hin

---

ABB. 16.

Decidua capsularis, Randsinus in der Praeplacenta und primäres Chorion laeve (Stadium *D*, Ser. 60, 10/2, E-Or G). Vergr. 72-fach.

ABB. 17.

Parazentraler Schnitt durch die Fruchtkammer im Stadium E_1 (Ser. 60 *a* 17/4, E-Or G). Vergr. etwa 15-fach.

ABB. 18.

Falsches Placentarkissen aus der gleichen Phase wie Abb. 17 (Stadium E_1 Ser. 60 *a*, 10/2, E-Or G). Vergr. 48-fach.

ABB. 19.

Praeplacenta im Entwicklungsstadium E_1 (Ser. 60 *a*, 17/4, E-Or G). Vergr. 72-fach.

sind sie nicht mehr nachzuweisen und dort lagert maternes Blut dann auch interzellulär. In der Mitte der gesamten Bindegewebsplatte finden sich noch einzelne Reste von zu Grunde gehenden Uterindrüsen. Am Rand des Kissens besteht wiederum eine stärkere, deciduale Reaktion, wobei sich jetzt Deciduazellen schon zwischen den hier gelegenen basalen Drüsen vorfinden. Diese rings um das Placentarkissen gelegenen Drüsen münden nicht in die Anlage des Blutbeutels ein; ihre Schläuche sind, wie Abb. 17 erkennen lässt, viel weniger erweitert als die in die noch kleine Blutbeutelanlage mündenden Drüsen. Sie sind zum Teil mit mütterlichem Blut und Sekret gefüllt und besitzen eine breite Mündung nach dem rings um das Placentarkissen verlaufenden Graben. Ihre ebenfalls erweiterten und zapfenzieherartig gewundenen Enden liegen schon weit ausserhalb von der zentralen Placentaranlage und damit schon im Gebiet der Choriovitellinplacenta. Diese Verlängerung und Abbiegung der Drüsenschläuche stellt wohl weniger einen aktiven Vorgang dar, sondern ist durch die zunehmend stärkere Ausziehung des placentaren Uterinsegmentes verursacht.

Auch die Umgestaltung der Praeplacenta (Abb. 19) hat bemerkenswerte Fortschritte gemacht. Gegenüber den Stadien *C* und *D* hat sie an Höhe zugenommen und ihre in den ersten Phasen, wie beim Igel, noch ziemlich glatte Aussengrenze ist jetzt mehr grobzackig und wellig geworden. Die subchorialen Blutlakunen haben sich im Gebiet des Omphalochorions weiterhin vergrössert, flächenhaft ausgedehnt und sind nur stellenweise von feinen Trophoblaststrängen durchzogen. Gegen das Chorion laeve hin erweitern sie sich wiederum zu einem Randsinus, wie ein solcher in Abb. 16 am Übergang der Praeplacenta in das Chorion laeve deutlich erkennbar ist. Die Dottersackgefässe bedecken nur die Oberfläche der Praeplacenta. So fehlt in diesem Chorionabschnitt noch immer eine kindliche Bindegewebsversorgung und Vaskularisierung. Durch die grössere Ausdehnung der Chorionschale hat der mütterliche Anteil dieser Placentarzone, deren Gefässe prall gefüllt und deren Drüsenschläuche erweitert sind, relativ an Höhe abgenommen. In die Drüsen, die unter dem Chorion und nahe dem zentralen Placentargebiet liegen, sind Cytotrophoblastzellen eingedrungen. Diese Elemente scheinen jetzt überhaupt eine gesteigerte Aktivität zu entfalten.

Ein schmaler Rest einer Decidua capsularis überdeckt noch die

Randpartien der Choriovitellinplacenta, die sich dort gegen die Uteruslichtung vorwölbt (Abb. 16). Die Decidua capsularis hat im Vergleich zu den beiden vorhergehenden Entwicklungsstadien an Ausdehnung verloren (vgl. Teilbilder C—E in Abb. 1), was durch die Volumzunahme der Fruchtblase bedingt ist. Ob es in den allerjüngsten, von mir nicht beobachteten Stadien, zu einer völligen Einschliessung der Blastocyste gekommen ist, entzieht sich meiner Kenntnis. Die Andeutung einer Capsularis findet sich unter den Insektivoren auch bei den *Soricidea*, deren Keime sich superfiziell bis exzentrisch implantieren. Auf alle Fälle besteht ein Gegensatz zu *Hemicentetes*, wo sich keinerlei Anzeichen einer Decidua capsularis finden; Bluntschli und Goetz sehen ja gerade deshalb im falschen Placentarkissen von *Hemicentetes* funktionell einen Ersatz für die fehlende Capsularis.

In Abb. 16 ist sehr schön der rasche Übergang der Trophoblastschale in das trilaminare Chorion laeve zu erkennen, über dessen Verhalten und seine Beziehungen zum Endometrium das Bild 18 orientiert. Es bildet zwischen den zwei, in den beiden unteren Ecken des Bildes sichtbaren Randabschnitten des Omphalochorions eine flache Kugelkalotte, an der von innen nach aussen Dottersackentoderm, somatisches Mesoderm und Cytotrophoblast gut zu unterscheiden sind. (Die beiden knopfartigen Verdickungen am Entoderm könnten Gefässe vortäuschen, sind aber tatsächlich solide Epithelzellhaufen.) In der über dem Chorion laeve gelegenen Schleimhautstrecke haben sich jetzt deutliche Veränderungen eingestellt. Sie können ohne Bedenken mit den Vorgängen im falschen Placentarkissen von *Hemicentetes* in Parallele gesetzt werden (Abb. 18). Die bestehende, leichte interglanduläre Bindegewebsauflockerung und Dehnung der Uterindrüsen konnten allerdings nicht zu einer solch gewaltigen Schleimhautanschwellung führen, wie wir sie in den jungen Placentarstadien bei *Hemicentetes* antreffen. Ausserdem fehlen auch hier die Trophospongiabildungen, die sonst solche Kissenbildungen charakterisieren. Ein wesentlicher Unterschied dieser Bildung bei *Ericulus* und bei *Hemicentetes* besteht vor allem darin, dass sie sich bei *Ericulus* erst in einer etwas älteren Entwicklungsphase einstellt, während sie bei *Hemicentetes* gerade in den jüngsten Placentarstadien am stärksten entwickelt ist. Bei *Hemicentetes* kommt es ferner nach der erfolgten Vaskularisierung des Dottersackes zu einer breiten und ernährungs-

physiologisch wichtigen Verwachsung des Archenteron mit dem falschen Placentarkissen, während sich bei *Ericulus* der nichtvaskularisierte Chorionabschnitt der aufgequollenen Schleimhaut anlegt. An einzelnen, aber nicht sehr ausgedehnten Stellen (Abb. 18) kommt es aber auch hier zu einer Verlötung von mütterlichem und kindlichem Gewebe, aber eine Reaktion des einschichtigen Cytotrophoblastes und des Endometriums auf diesen Kontakt bleibt aus. An diesen fleckenhaften Verwachsungsstellen konnte ich kein mütterliches Oberflächenepithel mehr nachweisen, während sich an den freien Stellen (siehe das zugehörige Schema E) das schon früher geschilderte, veränderte Epithel vorfand.

Die Aufgabe dieser Art von Placentarkissen besteht in frühen Entwicklungsphasen zweifellos in der Beihilfe zum Aufbau der (temporären) Choriovitellinplacenta und damit in einer Gewährleistung der Ernährung des Keimes bis zur Funktionsübernahme durch die definitive (allantoide) Placenta. Auch bei *Hemicentetes* steht das, in der Implantationsachse gelegene, falsche Placentarkissen vorwiegend im Dienst der Choriovitellinplacenta, die nur mit diesem Abschnitt der mütterlichen Schleimhaut eine Verbindung eingeht. Bei *Ericulus* dagegen, wo der Aufbau einer vitellinen Placenta wie bei anderen Insektenfressern (*Erinaceus*, *Sorex*, *Talpa*, u. a.) in einer breiten gürtelförmigen Zone um den Placentarpol herum stattfindet, besitzt das falsche Placentarkissen keine direkten Beziehungen zur Choriovitellinplacenta. Es bildet dagegen mit dem Chorion laeve zusammen eine „nicht-gefässführende Dottersackplacenta" im Sinne von Mossman, die wahrscheinlich auch eine nicht zu unterschätzende Rolle in der paraplacentaren Ernährung spielt.

b) Der zweite zu diesem Stadium gehörende Entwicklungszustand E_2 entspricht, was den Ausbildungsgrad der Eihäute betrifft, etwa dem Stadium VIII nach Goetz. Der Embryo besitzt 25 Ursegmente und seine Allantois ist ebenfalls etwas einseitig an die Nidationsstelle und das daneben gelegene Drüsenmündungsfeld angelagert.

Hier wölbt sich das echte Placentarkissen gegenüber dem Stadium E_1 noch stärker gegen die Allantois bezw. das Exocoel vor, was durch die zunehmende Dicke seiner Trophoblastdecke und durch ein allmähliches leichtes Einsinken des Choriongürtels verursacht ist (Abb. 20). Der die Basalplatte deckende Trophoblast

treibt nunmehr viele Zapfen gegen das darunter liegende, in Auflösung begriffene, mütterliche Gewebe vor. Der das Kissen basal abschliessende, bindegewebige Faserfilz ist niedriger geworden und hat durch die weitere Ausdehnung der Trophospongia die Form einer flachen Schüssel angenommen. Durch die ausgedehntere Anlagerung der vergrösserten Allantois ist an den Implantationspol mehr Mesoderm herangekommen, womit jetzt an einzelnen Stellen Mesodermkegel in den Trophoblastzapfen aufzutreten beginnen.

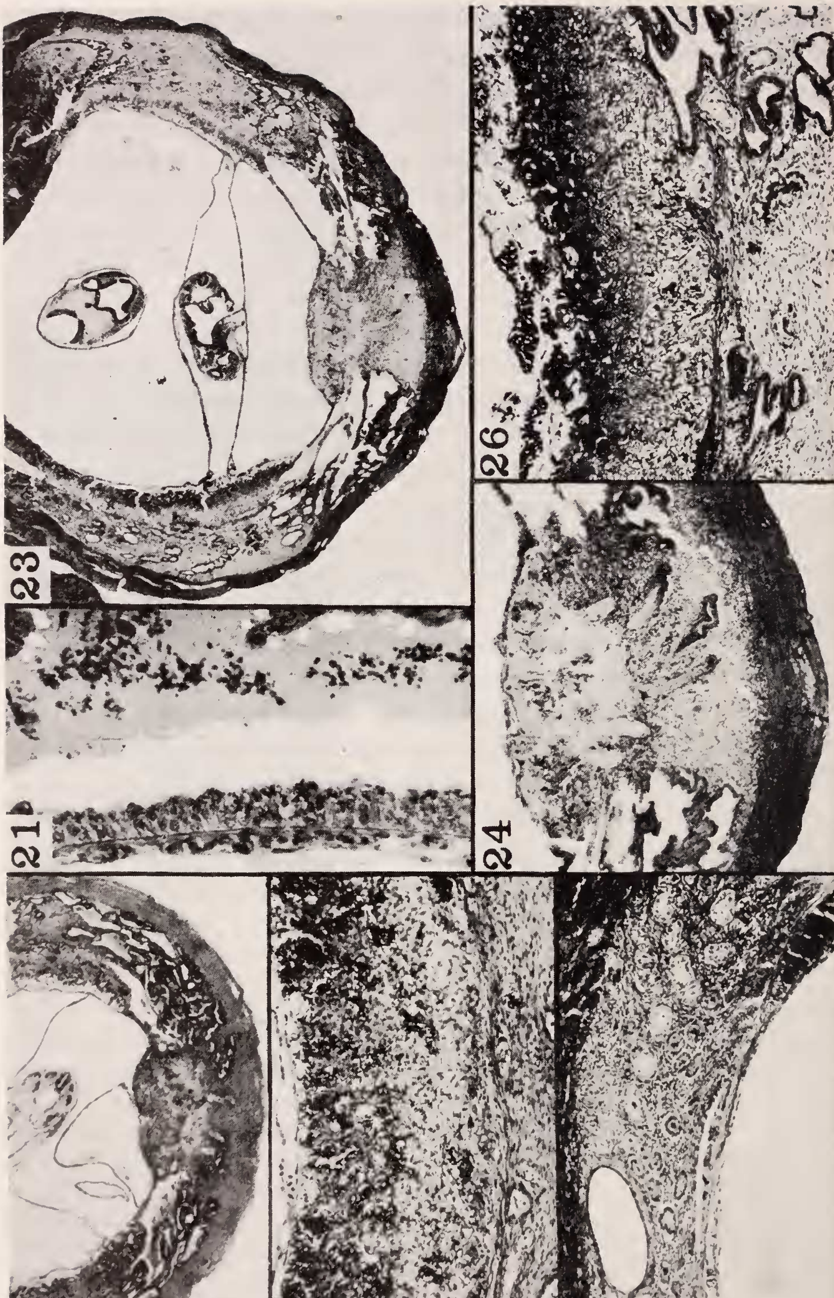
Der den Mündungsgraben des zentralen Drüsenfeldes überspannende Cytotrophoblast lässt eine recht lebhafte Resorptionstätigkeit erkennen (Abb. 21). In der linken Bildhälfte verläuft von oben nach unten der mesodermbedeckte Cytotrophoblast, dessen einzelne prismatische Zellen die verschiedenen Phasen der Stoffaufnahme zeigen. Im rechten Bildabschnitt liegt das noch zu verarbeitende Material.

Die dicke, gürtelförmige Trophoblastschale zeigt noch immer die Zweischichtigkeit der typischen Praeplacenta (Abb. 22). Gut sind dabei die Lakunen im Plasmoditrophoblast zu erkennen. Die medialen Partien der Praeplacenta ragen zungenförmig in die Blutbeutelanlage hinein, sodass das Sekret der dort mündenden Drüsen die basalen Teile des Choriongürtels umspült (Abb. 20). Damit erscheint auch dieser Chorionabschnitt ausgiebig in den Dienst der histiotrophen Ernährung gestellt zu sein.

Am Chorion laeve und dem ihm gegenüberliegenden Schleimhautpolster sind gegenüber der Phase E_1 keine Unterschiede festzustellen.

Stadium F.

Das hier zu besprechende Entwicklungsstadium der *Ericulus*-Placenta umfasst wiederum zwei ungefähr gleich alte Phasen (F_1 und F_2), deren gemeinsame Besprechung sich durch das Eihautverhalten rechtfertigt. Zu ihrer Erläuterung dient die schematisch gehaltene Abbildung 1 F. Der Embryo des Stadiums F_1 hat rechts 27 und links 28 abgesetzte Ursegmente; der Entwicklungsgrad seiner Fruchthüllen liegt zwischen den Stadien IX und X von *Hemicentetes*, während die Fetalanhänge des Stadiums F_2 (bei 29 Ursegmenten) etwa einer Ausbildungsstufe gleichen, wie wir sie im Stadium X nach GOETZ vor uns haben. Die Allantoisblase überdeckt in beiden Fällen völlig die Implantationsstelle und die Blutbeutelanlage, ja sie bedeckt jetzt auch schon in einem beträchtlichen Ausmasse den Choriongürtel; insbesondere im Stadium F_2 hat sie sich bis nahe an den noch immer sehr mächtigen Dottersack


20
21
22
23
24
25
26

herangeschoben. Somit besteht jetzt zwischen Dottersack und Allantois im Vergleich zu den jüngeren Phasen nur noch ein verhältnismässig schmaler Exocoelspalt.

Das echte Placentarkissen hat gegenüber dem Vorstadium *E* keine sehr wesentlichen Veränderungen erfahren. Es entspringt mit einem breiten Stiel aus dem Endometrium des Placentarpoles, ragt pilzartig in die Fruchtblase und seitlich in die Blutbeutelanlage hinein (Abb. 23). Die Höhe seiner Trophoblastdecke hat zugenommen, ebenso haben sich Zahl und Ausdehnung der in die Tiefe vordringenden Trophoblaststränge vermehrt, die jetzt auf dem Weg über einzelne, stehengebliebene Drüsenreste den Bindegewebsfaserfilz stellenweise durchstossen (Abb. 24). Dieser bindegewebige Abschluss hat dennoch in dieser Phase in allen Teilen eine gewisse Verstärkung erfahren und die Maschen seines Netzes sind prall mit Deciduazellen gefüllt. Die Trophospongia bietet ein charakteristisches Aussehen. Allantoide Gefässe sind den Mesodermsprossen, die in die Trophoblaststränge eindringen, bisher noch nicht gefolgt.

Die Pilzform des Placentarkissens ist nicht nur durch die Umbauten in ihm selbst zustande gekommen, sondern auch die

---

Abb. 20.

Übersichtsbild der Placentarphase E_2 (Ser. 59, 7/3, E-Or G). Vergr. etwa 15-fach.

Abb. 21.

Cytotrophoblastdecke über dem zentralen Drüsenfeld (Stadium E_2, Ser. 59 11/8, E-Or G). Vergr. 160-fach.

Abb. 22.

Detailbild des Choriongürtels im Stadium E_2 (Ser. 59, 11/8, E-Or G). Vergr. 72-fach.

Abb. 23.

Zentraler Schnitt durch die Fruchtkugel des Stadiums F_2 (Ser. 56, 11/8, Azan) Vergr. etwa 15-fach.

Abb. 24.

Placentarkissen des Stadiums F_2 (Ser. 56, 11/12, Azan). Vergr. 32-fach.

Abb. 25.

Chorion laeve und Randsinus (rechts im Bild); falsches Placentarkissen (Stadium F_2, Ser. 56, 7/3, Azan). Vergr. 72-fach.

Abb. 26.

Praeplacenta der Entwicklungsphase F_2 (Ser. 56, 8/7, E-Or G). Vergr. 72-fach.

weitere Ausdehnung und Vergrösserung des zentralen Drüsenfeldes sind daran beteiligt. Durch diesen Ausbreitungsvorgang sind auch die unmittelbar am Placentarkissen gelegenen Drüsenschläuche in das Mündungsgebiet des Blutbeutels miteinbezogen worden. Dabei ist durch die starke Ausdehnung dieses Bezirkes kaum noch irgendwelches Bindegewebe zwischen den einzelnen Drüsenschläuchen vorhanden. Nur die prall gefüllten Blutkapillaren zeigen die Lage der interglandulären Räume an. Der Inhalt der Blutbeutelanlage besteht aus Sekret, mütterlichen Blutzellen und zerfallenen Trophoblastelementen; doch ist die Menge dieser Stoffe in allen Fällen im Vergleich zur Grösse des Gebietes und in Relation zu *Hemicentetes* auffallend gering.

Wenden wir uns jetzt der Betrachtung des Choriongürtels zu, der (Schema F, Abb. 1, und Abb. 23) in seinen unteren Teilen schon zu einem Allantochorion geworden ist. Auffällige Unterschiede bestehen dabei zwischen dem allantoiden und vitellinen Anteil nicht; das rechte äussere Drittel des Bildes 26 (über den erweiterten Drüsenschläuchen) steht im Dienst der Allantochorionplacenta, während den linken Abschnitten mit den grossen fetalen Gefässen noch der Dottersack anliegt. Die kindliche Oberfläche der mächtigen Trophoblastschicht wird nun sowohl von Dottersack- als auch von Allantoisgefässen versorgt; doch sind diese noch an keiner Stelle in die Praeplacenta eingedrungen. Sie selbst zeigt nach wie vor ihre ausgeprägte Zweischichtigkeit (Abb. 26). Die Grenze gegen die Decidua parietalis ist nicht mehr so glatt und flächenhaft wie in früheren Phasen. Der bindegewebige Abschluss der mütterlichen Schleimhaut hat sich verdünnt und allenthalben kam es zu Einwucherungen des zelligen Trophoblastes in die Mucosa, was besonders im Photogramm 26 gut zu sehen ist. Die Schleimhaut im Bereich der Praeplacenta hat gegenüber den Vorstadien eine weitere Auflockerung erfahren. Eine stärkere Ausziehung des gesamten placentaren Uterinsegmentes ist unverkennbar. Durch diesen mechanischen Vorgang der Dehnung dürfte auch die Decidua capsularis völlig verschwunden sein; ich konnte jedenfalls keine ihrer Reste mehr auffinden.

Zwischen dem unverändert dreischichtig und avaskulär gebliebenen Chorion laeve und der Praeplacenta hat sich in diesem Stadium ein Chorionsegment eingeschoben, das dem Omphalochorion gegenüber einen etwas veränderten Bau aufweist. Dieser

quasi als Übergangsstrecke zu deutende Abschnitt liegt dem Endometrium zunächst nicht in allen Teilen an, verliert gegen das Chorion laeve hin langsam seine Zweischichtigkeit und ist auch nicht mehr so reichlich durch mütterliches Blut versorgt wie der eigentliche Choriongürtel. Mit der zunehmenden Entfernung von der Praeplacenta verschwindet zunächst der Cytotrophoblast und noch weiter gegen das Chorion laeve hin, wobei die Grenze gegen dieses wiederum durch einen Randsinus markiert ist (rechts unten in Abb. 25), nimmt auch der Syncytiotrophoblast an Höhe ab. Im Bereich dieser sog. Übergangsstrecke ist, soweit der Trophoblast zur Anlagerung gekommen ist, das materne Oberflächenepithel reduziert oder verloren gegangen.

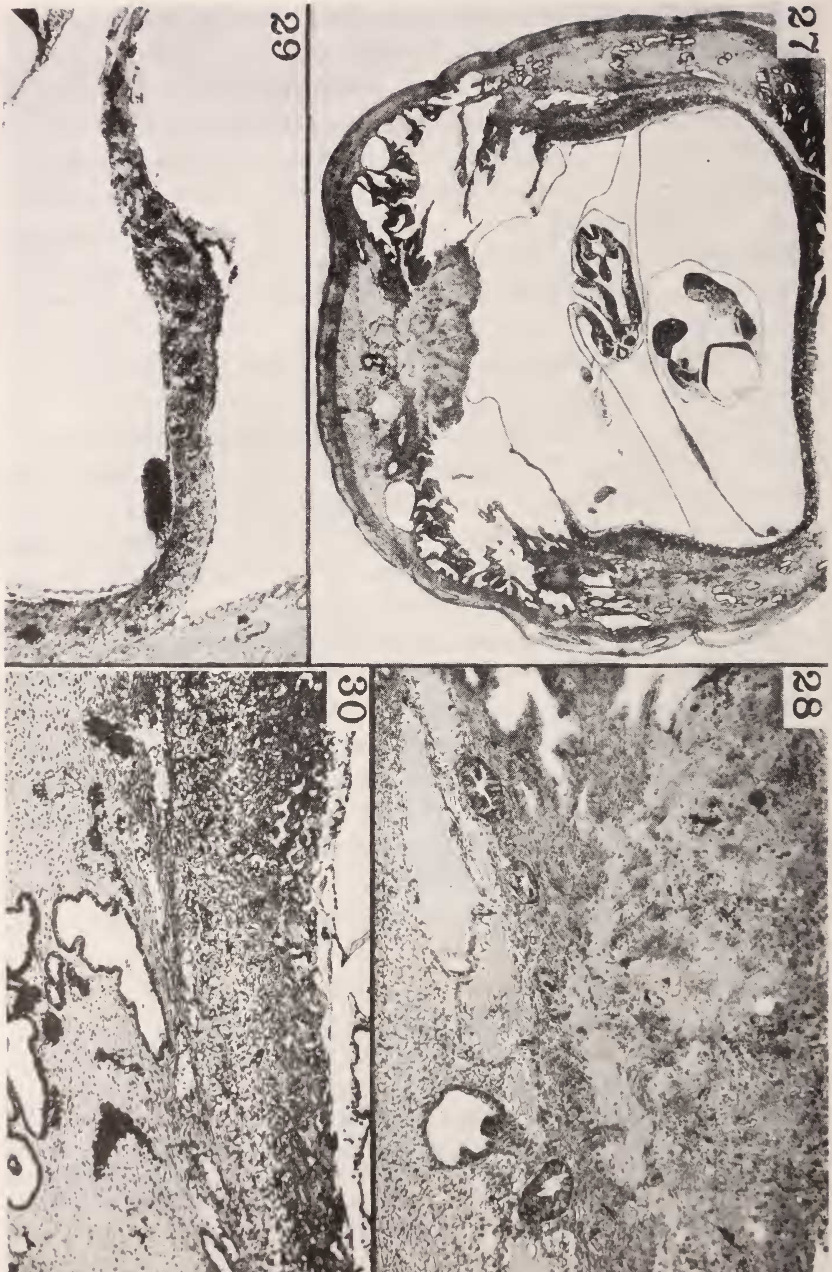
Die Ausdehnung des Chorion laeve hat gegenüber den jüngeren Stadien zweifellos an Umfang abgenommen. Ich möchte daraus den Schluss ziehen, dass die Bildung des als Übergangsstrecke bezeichneten Abschnittes der Praeplacenta auf Kosten des Chorion laeve erfolgt sein dürfte. Dieses wiederum liegt der Schleimhaut in fast völliger Ausdehnung an (Abb. 25).

Konnte ich für die Phase *E* am falschen Placentarkissen eine interglanduläre Bindegewebsauflockerung beschreiben, so ist dieses jetzt auf einen schmalen Saum reduziert (Abb. 25). Die engen, ab und zu sekreterfüllten Drüsenschläuche liegen jetzt dicht beisammen und die zwischen ihnen befindliche Bindesubstanz erscheint stark verdichtet: es sind dies typische Anzeichen für eine Kompression bezw. eine vermehrte Ausdehnung der Fruchtblase. Das Epithel über dieser Schleimhautstrecke ist vakuolär und abgeflacht, an einzelnen Stellen nicht mehr nachweisbar.

Stadium G.

Der Fetus dieser Phase (vergleichsweise zwischen dem Stadium X und XI für *Hemicentetes*) hat auf beiden Körperseiten 33 abgesetzte Urwirbel. Seine vergrösserte, von frei durch das Lumen laufenden Gefässen durchzogene Allantoisblase (Abb. 27) überdeckt nicht nur das Placentarkissen und die erheblich vergrösserte Blutbeutelanlage, sondern hat jetzt bereits an grosse Teile des Choriongürtels Anschluss gefunden. Zugleich ist die Anlagerungsfläche des Dottersackes beträchtlich zurückgegangen (Abb. 1, Schema G und Abb. 27).

Am Placentarkissen des Implantationspoles ist die Oberfläche wellig geworden (Abb. 27). Hier hat sich die Trophoblastschicht


27
28
29
30

erheblich verdickt und mächtige Stränge und Zapfen dringen in die Tiefe vor (Abb. 28). Schon beginnen die ersten kindlichen Gefässe diesen Sprossen zu folgen. Die Trophospongia hat sich dadurch basalwärts weiter vorgeschoben und zugleich ist das abschliessende, bindegewebige Maschenwerk, vor allem zentral, stärker abgebaut worden. Die Decidua basalis des Implantationspoles hat eine vermehrte Auflockerung erfahren, wobei es zum Auftreten von grösseren, safterfüllten Interzellularlücken gekommen ist (Abb. 28).

Das zentrale Drüsenfeld und dessen Choriondeckel haben sich ebenfalls weiter ausgedehnt, aber sonst keine auffällige Umgestaltung erfahren. Die drüsigen Anteile sind dabei stark erweitert und weisen schlaglichtartig auf die hohe Bedeutung hin, die der histiotrophen Ernährung auch jetzt noch zukommt.

In der peripher anschliessenden Praeplacenta, über deren Ausdehnung Abb. 1 G orientiert, zeigt sich eine Verengerung der mit mütterlichem Blut gespeisten Lakunen gegenüber den Vorstadien. Das mütterliche Blut kreist nun nicht mehr in weiten, kavernenartigen Trophoblasträumen, sondern in zahlreichen, kapillarartigen Bahnen (Abb. 30); nur subchorial liegen auch jetzt noch lakunäre Bluträume, die jedoch im Vergleich zu den früheren Phasen relativ kleiner geworden sind. Damit tritt die Zweischichtigkeit des Choriongürtels noch deutlicher hervor. Im Bild 30 sehen wir links Allantois- und rechts Dottersackentoderm der Trophoblastschale anliegen, ohne dass damit ein unterschiedlicher Bau der Praeplacenta in beiden Strecken festzustellen wäre.

Abb. 27.

Übersicht über das placentare Entwicklungsstadium *G* (Ser. 51 *a*, 10/15, Hämalaun-Eosin). Vergr. etwa 15-fach.

Abb. 28.

Detailbild aus dem Placentarkissen der gleichen Phase wie Abb. 27 (Ser. 51*a*, 11/3, E-Or G). Vergr. 56-fach.

Abb. 29.

„Übergangsstrecke" zwischen Praeplacenta und Chorion laeve (Stadium *G*, Ser. 51 *a*, 13/1, E-Or G). Vergr. 48-fach.

Abb. 30.

Trophoblastschale mit Anlagerung der Allantois (links im Bild) und des Dottersackes (rechts) in der Phase *G* (Ser. 51 *a*, 13/10, E-Or G). Vergr. 72-fach.

Der Randsinus gegen das Chorion laeve, den ich in den letzten Stadien regelmässig beschreiben konnte, zeigt sich nicht mehr. Er dürfte durch den Ausbau der sog. Übergangsstrecke, die sich auf Kosten des Chorion laeve noch weiter ausgedehnt hat, verschwunden sein. Sie (Fig. 29) besteht vorwiegend aus Plasmoditrophoblast und ist nur halb so hoch wie das Omphalochorion. Von der Praeplacenta her schiebt sich noch ein kleiner, unbedeutender, cytoblastischer Anteil (rechts im Bild) in die Übergangsstrecke hinein. Am linken Bildrand ist der Übergang zum Chorion laeve erkennbar. Es ist auf einen kleinen, gefässfreien Bezirk reduziert.

Zusammenfassend lässt sich über die Bedeutung dieser Übergangsstrecke folgendes sagen: ihr erstes Auftreten erfolgt mit der Anlagerung der Allantois an die Praeplacenta, zu welchem Zeitpunkt sich der Dottersack von unten her allmählich abzulösen beginnt. Damit wird seine Ernährungsbasis, das Omphalochorion, nach oben, also gegen das Chorion laeve hin, verschoben, sodass dieses zum Teil in die Trophoblastschale miteinbezogen wird. Ob es sich dabei um ein aktives Vorschieben der Praeplacenta oder um frischen appositionellen Zuwachs durch Vaskularisierung der Randpartien des Chorion laeve oder mehr um einen passiven Vorgang durch die stärkere Dehnung des placentaren Uterinsegmentes handelt, bleibt für die weitere Erläuterung unerheblich. Wesentlich scheint mir für die Ausbildung der Übergangsstrecke zu sein, dass mit dem fortschreitenden Ausbau des Allantochorions kein synchroner, sondern ein verzögerter Abbau der Choriovitellinplacenta stattfindet. Es kommt offenbar dem Dottersackkreislauf für den „feto-maternellen Metabolismus" (de Lange, 1933) auch in den schon ziemlich weit fortgeschrittenen Entwicklungsstadien von *Ericulus* noch eine grosse Bedeutung zu, weil der Stoffaustausch über das erst im Entstehen begriffene Allantochorion in dieser Phase noch kein grosses Ausmass angenommen haben kann.

Die der Übergangsstrecke und dem Chorion laeve gegenüber liegende Uterusschleimhaut ist im Vergleich mit dem Stadium *F* niedriger geworden. Ihre Randpartien zeigen eine leichte Auflockerung, die allmählich in die unter dem Choriongürtel liegende Mucosa überleitet. Nur die zentralen Partien des reduzierten falschen Placentarkissens zeigen noch die schon aus dem Vorstadium bekannten Verdichtungserscheinungen am interglandulären Bindegewebe. Das Oberflächenepithel dieser Uteruswand-

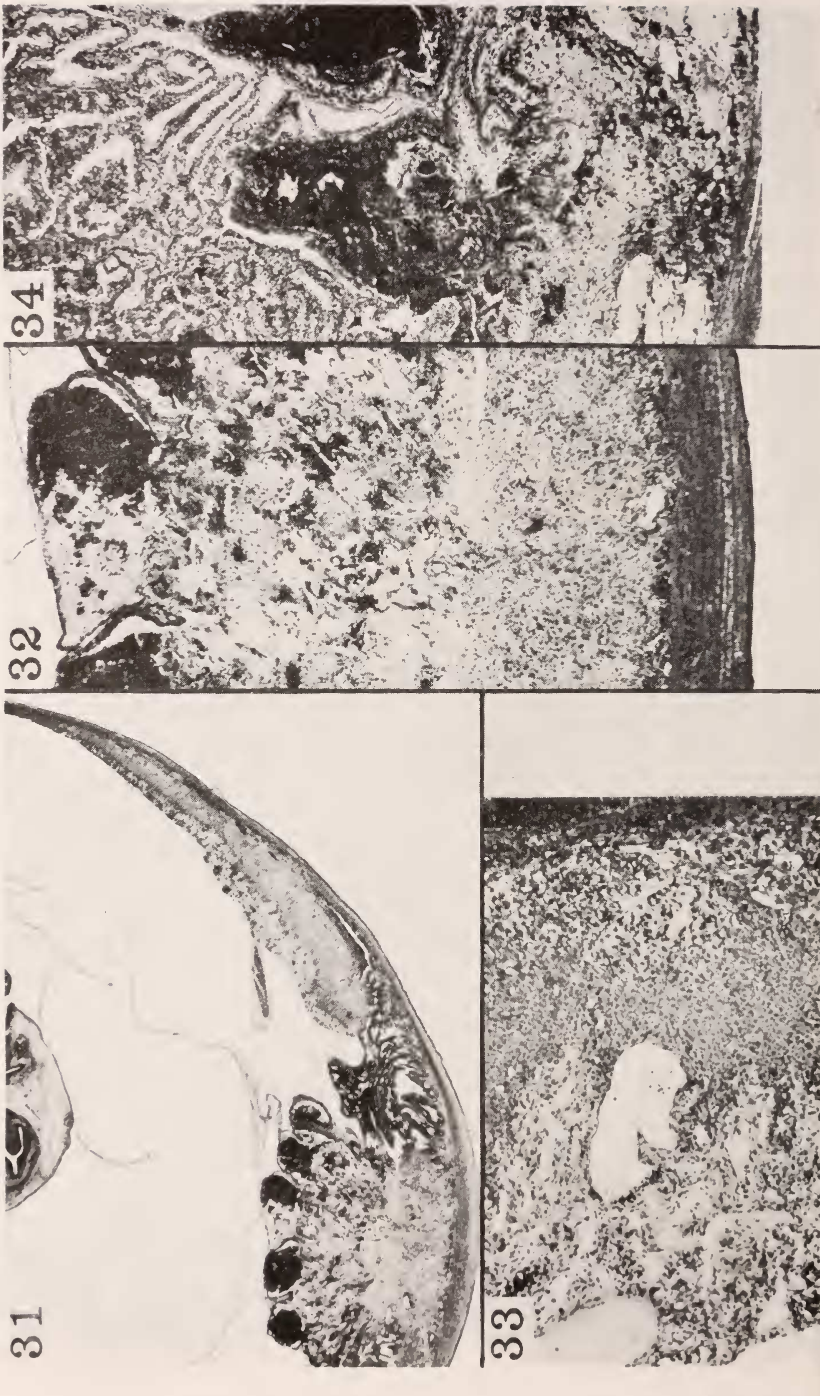
strecke verhält sich verschieden: dem Chorion laeve gegenüber hat es prismatische, bewimperte und im Bereich der Übergangsstrecke auffallend helle sowie vakuoläre Zellen. Sichere Epithelverluste waren nicht festzustellen. Die Ernährung der Übergangsstrecke dürfte darum hauptsächlich von der Praeplacenta her erfolgen.

4. *Ältere Placentarstadien.*

Stadium H.

Diese Entwicklungsphase enthält einen Embryo mit 42 abgesetzten, mesenchymalen Wirbeln, deren Proc. neurales noch nicht geschlossen sind. Der statische Apparat des Fetus ist in die Bogengänge gesondert und der Ductus cochlearis noch kaum gewunden. Der Dottersack hat keine Verbindung mehr mit dem Darm und liegt, als ein nur wenig kollabiertes und reich mit Gefässen versorgtes Gebilde, in der noch sehr grossen extraembryonalen Leibeshöhle. Die Allantois umfasst das Exocoel und damit auch den Dottersack völlig (Schema H in Abb. 2). So lässt sich nach dem Ausbildungsgrad der Fruchthüllen diese Phase zwischen die Stadien XI und XII für *Hemicentetes* einordnen.

An der ganzen Fruchtkammer haben sich mit der Ablösung des Dottersackes vom Chorion recht auffällige Veränderungen vollzogen. Über die topographischen Verhältnisse orientiert das Schema H in Abb. 2. Das Placentarkissen ragt als ein mächtiger, breitbasiger Sockel über das Niveau der umgebenden Placentarteile in die Allantoisblase hinein. Seine, vom Allantoisentoderm bedeckte, oberflächliche Cytotrophoblastschicht ist zum Teil blasenartig von der mächtig entwickelten Trophospongia abgehoben (Abb. 31 und 32). Zwischen den einzelnen Blasen liegen fetal vaskularisierte Cytotrophoblastzapfen, deren Spitzen eine syncytiale Kappe tragen. Das Epithel, das die mit mütterlichem Blut und Sekret gefüllten, blasigen Räume auskleidet, ist einschichtig-prismatisch und zeigt die gleichen Resorptionserscheinungen wie das Chorionektoderm des Blutbeutels bei *Hemicentetes*. Ein Vergleich meines Mikrophotogrammes 32 (Placentarkissen von *Ericulus*) mit der Abb. 181 (Placentarrand von *Chrysochloris*) von de Lange (1933) zeigt am echten Placentarkissen dieser Phase eine weitgehende Übereinstimmung der Verhältnisse dieser beiden Insektivoren. Den Blasenboden bildet ein aus zerfallenden, mütterlichen Elementen, vielkernigen Trophoblastabkömmlingen und


34
32
31
33

Detritus bestehendes Gewebe, das als Trophospongia anzusehen ist. Den in dieser Phase besonders reichlich auftretenden multinukleären Zellen dürfte wohl die Aufgabe der Resorptionsvorbereitung für den Cytotrophoblast zufallen. Die Trophospongia wird gegen die Decidua basalis durch einen dichten, bindegewebigen Faserfilz abgeschlossen, unter dem eine sehr lebhafte deciduale Reaktion herrscht. Im Bereich dieses Fasernetzes und der Decidua basalis finden sich kleinere Drüsenreste, die nach dem Rand hin zu dem ehemals gewaltig ausgedehnten zentralen Drüsenfeld überleiten. Dort sind jetzt die Drüsenschläuche noch stärker gefaltet als bisher, das interglanduläre Bindegewebe ist bis auf minimale Reste reduziert und die ehemals glatte Trophoblastdecke ist reich in Falten gelegt (Abb. 31). Die Faltenköpfe tragen auch hier plasmodiale Überzüge, die die Drüsenschläuche an mehreren Orten angefressen haben. Die Drüsen selbst enthalten z. T. mütterliches Blut und Sekret.

Ich komme nun zu dem Gebiet, das in den früheren Stadien Praeplacenta genannt wurde. Die Verhältnisse haben sich trotz mancher Umbauten nicht grundlegend geändert. War an der breiten Trophoblastschale bisher die bis zum Übergang zum Chorion laeve gleich bleibende Höhe aufgefallen, so hat jetzt das Allantochorion im Verhältnis zur Gesamtfruchtblase sehr rasch an Höhe abgenommen (Abb. 31) und geht in ein Chorion laeve über, das jetzt mindestens die Hälfte der inneren Oberfläche der Fruchtkammer überdeckt (Teilbild H in Abb. 2). Es muss also mit der Verdoppelung des Fruchtkugeldurchmessers vom Stadium *G* zum Stadium *H* (von 6 auf 13 mm) auch eine Reduktion des Choriongürtels statt-

---

Abb. 31.

Placentarkissen, zentrales Drüsenfeld und Choriongürtel des Entwicklungszustandes *H* (Ser. 74, 49/3, E-Or G). Vergr. 10-fach.

Abb. 32.

Detailbild des Placentarkissens aus Abb. 31 bei 36-facher Vergrösserung.

Abb. 33.

Eu- und Ektoplacenta der Phase *H* (Ser. 74, 53/6, E-Or G). Vergr. 54-fach.

Abb. 34.

Detailbild des Blutbeutels und der Decidua basalis aus Stadium *J* (Ser. 57*a* 87 6, E-Or G). Vergr. 36-fach.

gefunden haben. Inwieweit dabei im wechselseitigen Spiel auch passive Veränderungen durch Dehnung (Ernährungsstörungen usf.) und aktive Rückbildungsvorgänge beteiligt sind, lässt sich momentan nicht übersehen. Parallele Vorgänge finden wir ja bei jeder interstitiellen Implantation, wo sich aus dem anfänglich diffusen Chorion frondosum sekundär eine diskoidale Placenta entwickelt. Keineswegs darf bei diesen Erwägungen der fortgeschrittene Zustand am Placentarkissen ausser Acht gelassen werden, denn dort entfaltet sich jetzt erst eine gesteigerte, fetale Resorption.

Das histologische Bild der Trophoblastschale hat sich gegenüber den jüngeren Placentarstadien allerdings verändert: wir finden nunmehr eine ausgesprochene Dreischichtigkeit: So zeigt Abb. 33 von links (kindliche Seite) nach rechts: das etwa die Hälfte der Trophoblastschale einnehmende Gebiet der subchorialen Lakunen, darauffolgend die noch breite Schicht des Plasmoditrophoblastes und, der Mucosa anliegend, die wieder etwas hellere Zone des Cytotrophoblastes. In das Gebiet der subchorialen Lakunen und auch schon in die obersten Schichten des Syncytiotrophoblastes sind von der Allantois her Bindegewebe und Blutgefässe eingewachsen; die fetalen Gefässe sind dabei leicht (siehe Bildmitte) an den kernhaltigen Erythrocyten neben den kavernösen Räumen zu erkennen. Das Eindringen der fetalen Gefässe hat den von nun an fortschreitenden Umbau der Praeplacenta eingeleitet; es lässt sich also jetzt mit Resink auch bei *Ericulus* eine kindlich vaskularisierte Euplacenta von einem Unterbau, der anallantoiden Ektoplacenta, unterscheiden. Letzte umfasst hier noch einen plasmodi- und cytotrophoblastischen Anteil, wobei der syncytiale Abschnitt als „Grenzschicht" anzusehen ist. Die Cytotrophoblastschicht selbst verliert peripherwärts allmählich an Höhe und dehnt sich in dieser Richtung nicht so weit aus wie der darüber gelegene Syncytiotrophoblast, der in das Chorion laeve übergeht. Das mütterliche Blut strömt im Gebiet des Cytotrophoblastes und in der syncytialen Zone in engen, mit Pseudoendothel ausgekleideten Kapillaren, die sich in die Lakunen ergiessen. Die Haargefässe übernehmen das Blut an bestimmten Stellen der Placentaranlage aus Gefässen, auf deren Bau später noch näher einzugehen ist.

Das Endometrium ist unter dem Allantochorion noch überall als schmaler, Gefässe und Drüsen führender Saum erhalten, der, wie

beim Igel, gegen das Chorion scharf begrenzt ist. Die Blutwege und Drüsenschläuche des mütterlichen Schleimhautrestes sind eng und durch die Dehnung der ganzen Fruchtkugel zirkulär angeordnet worden. Die Drüsen sind ausserdem lang ausgezogen und z. T. bluthaltig.

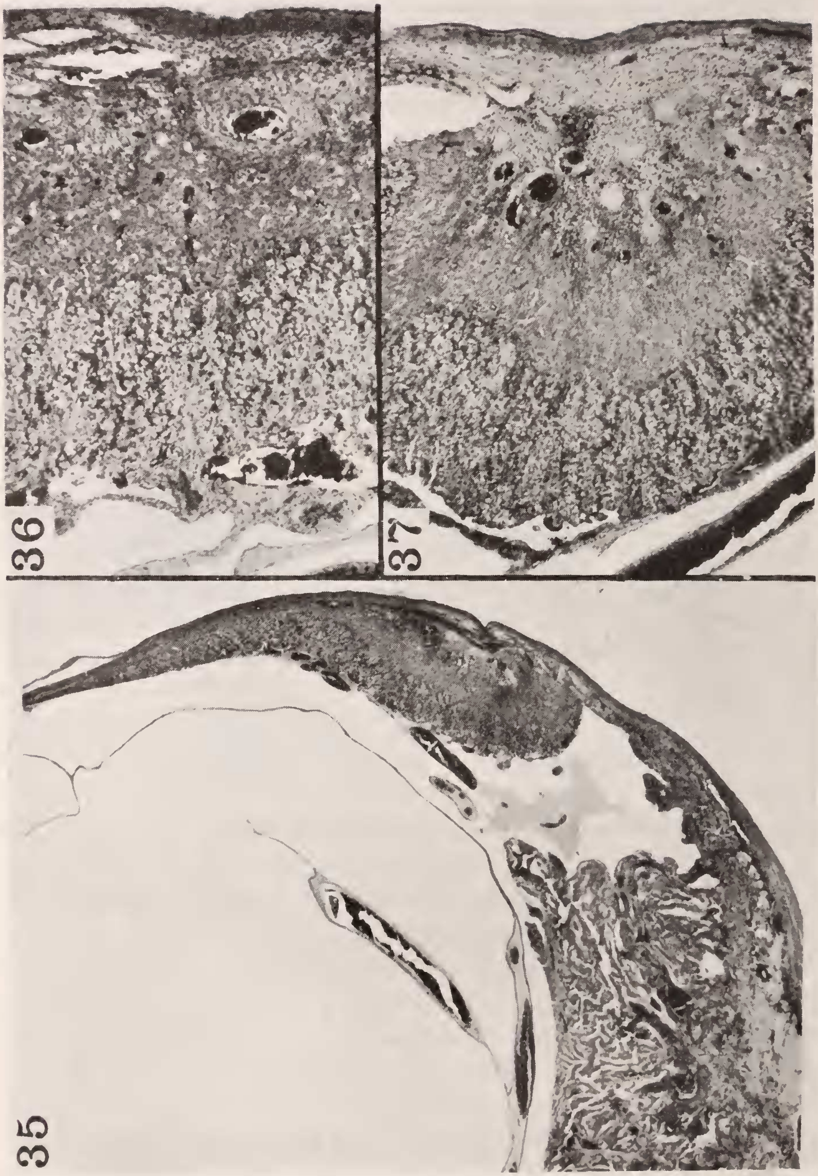
Die Beschreibung dieses Stadiums kann ich nicht abschliessen, ohne nachdrücklich darauf hinzuweisen, dass die zum Chorion ziehenden, allantoiden Gefässe die Grenze des Allantochorions peripherwärts n i c h t überschreiten. Die Umbilicalgefässe verteilen sich von einem über der Blutbeutelanlage gelegenen Zentrum aus radiär. Damit wird angedeutet, dass für *Ericulus* die Ausbildung eines, bei *Hemicentetes* als charakteristisch erkannten, „circumplacentaren Chorions" nicht zu erwarten ist. Auch die Befunde an älteren Stadien sprechen eindeutig in diesem Sinn.

Stadium J.

Der Anschluss an die Phase *H* bereitet insofern keine Schwierigkeiten, als sich die im Vorstadium nur angedeuteten Erscheinungen jetzt stärker ausgeprägt haben. Das Stadium *J* (Teilbild J der Abb. 2) enthielt einen Embryo mit 43 hyalinknorpeligen Wirbeln. Nach dem Entwicklungszustand der Eihäute und der Fetalanhänge kann diese Phase etwa mit dem Stadium XII von Goetz verglichen werden.

Der fast völlig in sich zusammengefallene und noch stark vaskularisierte Dottersack liegt auf der mesometralen Seite zwischen Amnionhöhle und Allantois. Durch die starke Ausdehnung der Amnionhöhle ist das Lumen der Allantoisblase erheblich verkleinert worden.

Die zentrale Partie der Placenta, die ich auf Grund ihres Ausbaues bisher als Placentarkissen bezeichnete, trägt jetzt diesen Namen nicht mehr zu Recht. Im Stadium *H* sahen wir, wie die trophoblastische Deckschicht sich blasenartig abhob und Chorionzotten basalwärts vordrangen. Jetzt ist aus dem früher nur angedeuteten Vorgang ein ausserordentlich stark gefalteter, englumiger Extravasatsack geworden, dem gegenüber das seitlich davon gelegene, eingangs als Blutbeutelanlage gedeutete, zentrale Drüsenfeld kaum mehr eine Rolle spielt (Abb. 35). Der Blutbeutel ragt als mächtige Masse in das Allantoislumen hinein und ein breiter, zirkulärer Graben des ehemaligen zentralen Drüsenfeldes trennt ihn noch von dem ebenfalls mächtig entwickelten Allantochorion. Der Blutbeutel und seine Zotten sind in ganzer Ausdehnung von


36
37
35

allantoider Seite sehr gut vaskularisiert (Schema J). Für die Resorption der mütterlichen Nährstoffe sorgt ein hohes, prismatisches Chorionektoderm, das auf Abb. 34 gut erkennbar ist. Die Gegenüberstellung der Bilder 32 und 34 zeigt mit aller Deutlichkeit, welche Umbauten im zentralen Placentargebiet erfolgt sind. Einzelne, mit Syncytiotrophoblast überzogene Zotten sitzen am Blutbeutelboden fest und fassen dabei materne Blutkoagula zwischen sich. Der bindegewebige Faserfilz ist als abschliessende Membran zerstört; es sind nur noch randständige Teile von ihm vorhanden und auch diese lassen keine regelmässige strukturelle Anordnung mehr erkennen. Das ganze Gebiet des ehemaligen Bindegewebsfilzes ist also in die Trophospongia miteinbezogen worden. Unter ihr folgt eine flache und auch schon stark aufgelockerte Decidua basalis, die sich seitwärts bis zu den Drüsenresten ausdehnt. Diese Auflockerung des mütterlichen Gewebes erfolgt durch grosse syncytiale und vielkernige Massen, für deren Verhalten ich in einem späteren Stadium noch eine genauere Darstellung geben werde. In Abb. 34 sind sie an den beiden Bildrändern und in Abb. 35 in der Decidua basalis als hellgraue, fast homogen erscheinende Flecken erkennbar. Nur so viel sei hier über die Genese dieser multinukleären Riesenzellen vorweggenommen, dass sich gerade im Placentarstadium *J* ihr sicherer, morphologischer Zusammenhang mit dem Plasmoditrophoblast der Blutbeutelzotten nachweisen lässt.

Von dem ringförmigen zentralen Drüsenfeld sind nur noch wenige Reste vorhanden. Der Trophoblast hat sich dort tief in die Drüsen eingesenkt und diese weitgehend zerstört. Das Epithel der noch vorhandenen, aber kollabierten Drüsen ist hoch-prismatisch sowie teilweise homogen-glasig, und es ist oft schwer, dieses Drüsenepithel von dem ebenfalls hohen Epithel der Blutbeutelzotten zu unterscheiden. Nach der Seite zu schiebt sich das Chorion-

---

Abb. 35.

Blutbeutel und Placentargürtel des Stadiums *J* (Ser. 57*a*, 85/4, E-Or G). Vergr. 10-fach.

Abb. 36.

Trophoblastschale mit subchorialen Lakunen und subplacentare Arterie (Stadium *J*, Ser. 57*a*, 47/5, E-Or G). Vergr. 54-fach.

Abb. 37.

Querschnitt durch den Trophoblastwall mit Gefässknäuel aus Phase *J* (Ser. 57*a*, 87/4, E-Or G). Vergr. 36-fach.

ektoderm entlang von Drüsenresten unter das höher gewordene Allantochorion (Schema J).

In sehr auffälliger Weise hat sich dieses Allantochorion in seinem medialen Abschnitt wallartig verdickt (Abb. 35 und 37), woran insbesondere der Syncytiotrophoblast beteiligt ist. Gegen das Chorion laeve zu fällt der Choriongürtel allmählich ab. War im Stadium *H* noch eine deutliche Dreigliederung dieses Chorionabschnittes nachzuweisen, so ist jetzt die basale Lage des Cytotrophoblastes bis auf unwesentliche Reste verschwunden (Abb. 36). Der Syncytiotrophoblast kommt dadurch unmittelbar an die stark verdünnte Schleimhaut zu liegen, in der sich noch einige wenige, nicht sekrethaltige Drüsenreste finden. Trotz der Anlagerung des Plasmoditrophoblastes ist die deciduale Reaktion der Mucosa erstaunlich gering. Das mütterliche Blut strömt in weiten Bahnen den subchorialen Lakunen zu und fliesst von dort auf kapillaren Wegen durch Eu- und Ektoplacenta zum Fruchtträger zurück. Diese Kapillaren sind, in bezug auf die kindliche Oberfläche, vertikal orientiert und als ganz engmaschiges Raumgitter angeordnet. Mütterliches und kindliches Blut passieren im Gegenstromprinzip (Mossman, 1926) aneinander vorbei.

Noch wären an Hand des Bildes 37 einige Worte über den Trophoblastwall zu sagen. Er sitzt als Erhebung des Chorions auf einem stärker aufgelockerten Mucosarest, der sich nach der kindlichen Seite hin vorwölbt; in ihm finden sich in bestimmten Abständen die aus der Gefässzone kommenden Uteroplacentararterien. Sie zeigen die gleichen charakteristischen Veränderungen von Verlauf und Wandbau in den von ihnen durchlaufenen Strecken der subplacentaren Uteruswand, wie sie Goetz für *Centetes* und *Hemicentetes* beschreiben konnte. Sie bilden auch bei *Ericulus* in der Schleimhaut „Knäuelarterien“ (Spanner, 1935) mit dem typisch verschieden weiten Lumen. Zuerst verliert beim Eintritt in die basale Schleimhautschicht die Arterie ihr elastisches Gewebe und umgibt sich sofort mit einem dicken Mantel aus epitheloiden Zellen, der in den älteren Stadien noch zunimmt (vgl. dazu Abb. 36, 41 und 45). In Analogie zu den Beobachtungen an den beiden weichhaarigen Borstenigeln, aber im Gegensatz zu den Feststellungen Spanners an menschlichem Material, konnte ich an den Gefässknäueln von *Ericulus* keine grösseren Äste feststellen; nur die letzte Spirale gibt hier Blut in das Allantochorion ab.

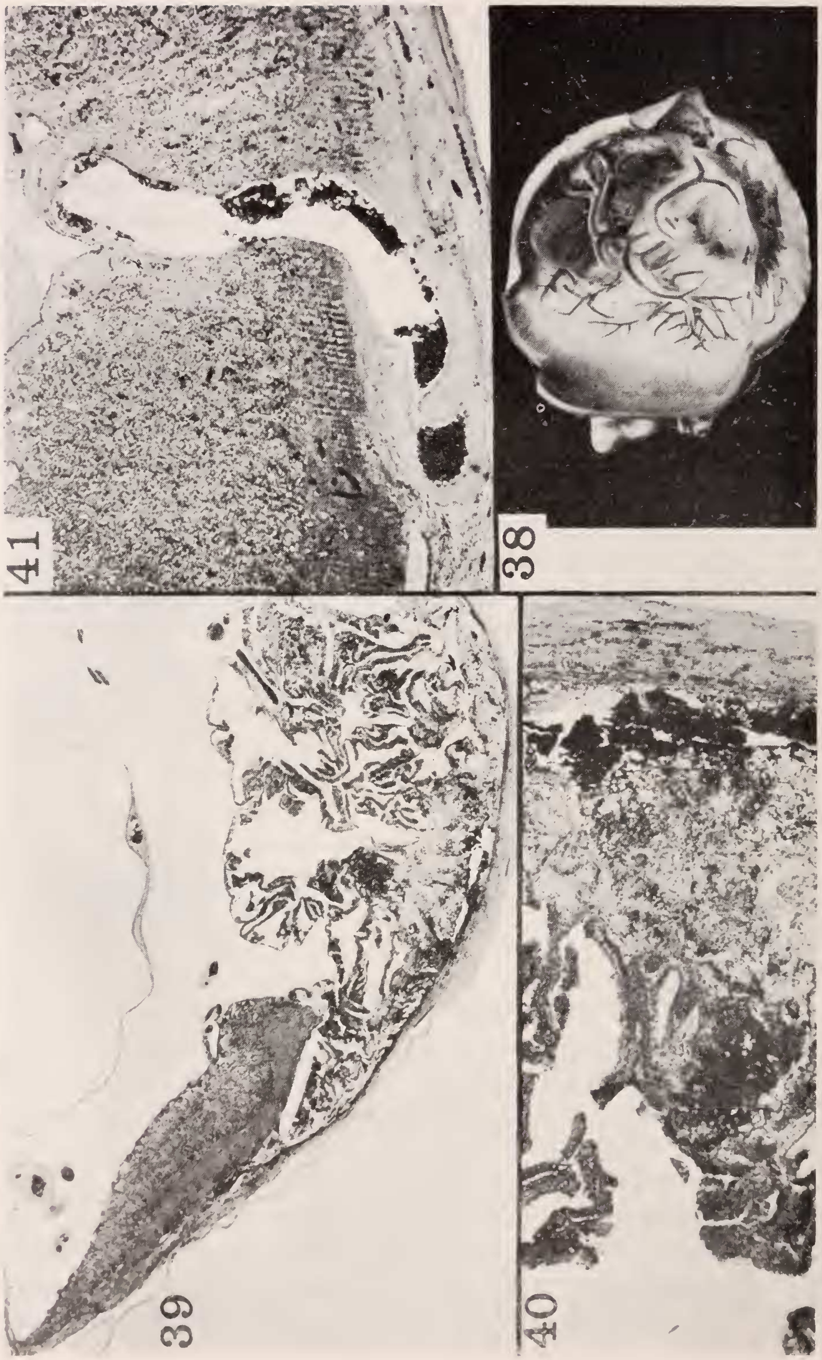
Im Zusammenhang mit der Mündung dieser Uteroplacentararterien in das Syncytiallakunensystem von *Centetes* konnte GOETZ feststellen, dass bei einem etwas atypisch gelegenen Eintritt einer solchen „Arterie eine beträchtliche Vermehrung der Maschen des syncytialen Balkenwerkes" auftritt. Ähnliche Verhältnisse bezw. eine gleiche Reaktion des Plasmoditrophoblastes scheinen auch hier vorzuliegen. Wie oben erwähnt, ist das Allantochorion rings um die zentrale Placentaranlage zu einem Wall aufgeworfen, der durch die Gefässknäuel und die darüber gelegene, anallantoide Ektoplacenta verursacht ist. Letzte ist nur in dem Mündungsgebiet der Arterien beträchtlich vermehrt, sodass sie eigentlich die Vorbuckelung des Chorions bedingt (Abb. 37), während die Euplacenta kaum eine Überhöhung erfährt. Diese Vermehrung des Syncytiums am Gefässeintritt nimmt in der aufsteigenden Entwicklungsreihe sogar noch zu, sodass sich in späteren Phasen über jedem Gefässknäuel knopfartige Erhebungen des Chorions finden.

Auf das Allantochorion folgt peripherwärts das Chorion laeve, das teilweise durch Atrophie der anfänglich weit ausgreifenden Trophoblastschale entstanden ist. Es ist somit zum Teil ein sekundäres Chorion laeve, unter dem eine schmale Decidua parietalis liegt; in dieser finden sich kleine, flachgedrückte und zirkulär gestellte Drüsenreste.

Stadium K.

Es ist etwas weiter entwickelt als die Entwicklungsphase *J*; vor allem hat sich sein zentraler Blutbeutel stärker gefaltet und die Euplacenta ist durch weitere Reduktion der Ektoplacenta höher geworden.

Abb. 38 gibt eine Aufsicht auf die Placenta in situ und zwar nach teilweiser Entfernung des Amnions. Sehr schön ist darauf das Verhalten der Nabelschnurgefässe zu erkennen. Sie verteilen sich radiär von einem über dem Zentrum der Gesamtplacenta gelegenen Punkt aus und überschreiten den Rand des Allantochorions nicht, das sich hell gegenüber dem dunkleren und fein punktiert erscheinenden Chorion laeve (links im Bild) absetzt. Im rechten oberen Bildquadrant wölben sich verschieden grosse Blasen zwischen den Nabelschnurgefässen hervor, die (im fixierten Zustand) eine graurötliche Farbe hatten. Ich hielt sie vor der histologischen Prüfung


41
38
39
40

der Serie ihrer exzentrischen Lage nach für Chorionblasen (Goetz). Diese Vermutung erwies sich jedoch als irrig; es handelt sich vielmehr um Teile des grossen Blutbeutels, der an einzelnen Stellen das Allantochorion überdeckt, wie ich es auch im Teilbild K der Abb. 3 angedeutet habe.

Die grau-rote Farbe des Blutbeutels, die sich in den älteren Stadien eher noch zu einem Ziegelrot gewandelt hat, war auch nach der Einbettung und dem Schneiden deutlich sichtbar. Diese rötliche Färbung verschwand erst nach der Behandlung der formolfixierten Präparate mit Ammoniakalkohol, sodass es sich höchstwahrscheinlich um Hämatoidin handeln dürfte (Lison, 1936; Sansom, 1937).

In der Abb. 39 erscheint der recht blasig gewordene Blutbeutel auffallend leer. Vielleicht hängt diese, im Vergleich mit den Placentar-Haematomen anderer Tiere, recht auffällige Tatsache mit dem Verlust aller Drüsen am Blutbeutelboden und mit der starken Abdichtung durch das Blutbeutelepithel, die in den nachfolgenden Phasen (*M* und *N*) noch auffälliger werden wird, zusammen. Der Boden des Blutbeutels ist jetzt nur noch eine höckerige, zerklüftete Masse, die (Fig. 40) von mütterlichen Blutextravasaten und ausgeschwärmten, syncytialen Elementen stark durchsetzt ist. Von einer zusammenhängenden Decidua basalis kann nicht mehr die Rede sein.

Am Schluss des vorangehenden Entwicklungsstadiums hatte ich auf die Arterienknäuel und die Gefässcheiden aus epithelähnlichen Elementen hingewiesen. Abb. 41 lässt bei etwas stärkerer Vergrösserung die letzte Schleife einer solchen Gefässpirale erkennen, die ihr Blut durch eine weit offene Bahn an die grossen subchorialen

---

Abb. 38.

Aufsicht auf die Placenta des Stadiums *K*. Vergr. 2,7-fach.

Abb. 39.

Übersichtsbild der Placenta aus der Entwicklungsphase *K* (Ser. 55*a*, 87/7 E-Or G). Vergr. 10-fach.

Abb. 40.

Blutbeutel und Decidua basalis aus dem Stadium *K* (Ser. 55*a*, 87/5, E-Or G). Vergr. 36-fach.

Abb. 41.

Zufluss aus einer Arterienspirale zu den subchorialen Verteillakunen (Stadium *L*, Ser. 30*c*, 77/3, E-Or G). Vergr. 36-fach.

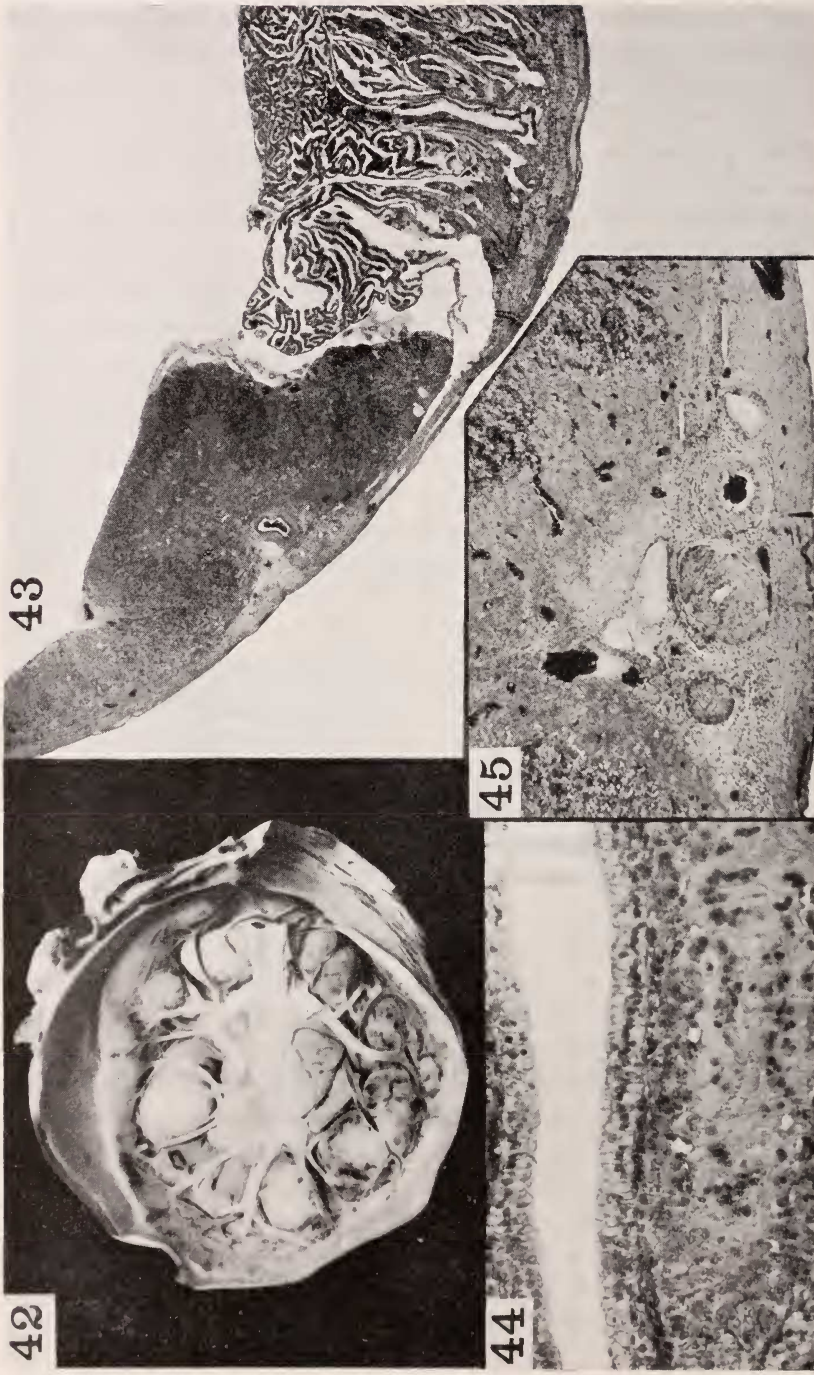
Lakunen abgibt. Mit dem Eintritt des Gefässes in die Ektoplacenta hat es plötzlich seine dicke Scheide verloren und zieht nun als dünnwandiges Rohr durch die Euplacenta zum Subchorion. Dann breitet sich unter der Grundplatte das nährstoffreiche, mütterliche Blut in den grossen Kavernen weit herum aus und strömt darauf durch die Kapillaren der Euplacenta und die wenigen sowie engmaschigen Syncytiallakunen der Ektoplacenta nach der maternen Seite hin ab. Bei *Ericulus* ist folglich die Strömungsrichtung des mütterlichen Blutes im placentaren Aufbereitungssystem anders als Goetz es für *Centetes* und *Hemicentetes* schildern konnte. Dort ergiesst sich das materne Blut in das basale Syncytiallakunensystem, strömt durch das Placentarlabyrinth und fliesst durch den Randsinus wieder ab. Hier dagegen gelangt es in geschlossener Strombahn bis unter die kindliche Placentaroberfläche, um dann erst wie aus einem Sieb auf dem Rückweg zur mütterlichen Seite die engen Labyrinthbahnen und die Syncytiallakunen zu passieren (vgl. dazu Schema N, Abb. 4). Diese Stromrichtung entspricht dem Prinzip, das Grosser (1928) für alle Labyrinthplacenten als allgemein gültig ansah: die Schaltung des resorbierenden Labyrinthes in der Stromrichtung v o r das „vorverdauende" basale Syncytium. Durch die Untersuchungen von Goetz bei *Centetes* ist die Grosser'sche Theorie einer ihrer Hauptstützen beraubt worden, während nun gerade ein naher Verwandter der weichhaarigen Borstenigel die Grosser'sche Auffassung wiederum zu stützen scheint. Ich bin nun mit Goetz der Meinung, dass die Darstellung von Grosser, das in den Syncytiallakunen mit individualspezifischen Stoffen angereicherte, mütterliche Blut passiere auf seinem Weg zum fetalen Labyrinth z u e r s t den ganzen mütterlichen Kreislauf, uns in keiner Weise befriedigen kann. Dabei soll an der Möglichkeit des lebenden Syncytiums, komplizierte Nährstoffe auf- und abzubauen, nicht gezweifelt werden. Nachdem durch die Gefässknäuel die Blutdurchströmung (im Sinne von Ruyter) der Labyrinthplacenta reguliert wird, ist ferner nicht einzusehen, warum nicht auch im Placentarlabyrinth schon komplizierte Nährstoffe umgeladen werden könnten. Ausserdem scheint es Grosser trotz seiner stark funktionellen Einstellung entgangen zu sein, dass der mütterliche Blutdruck im Placentarlabyrinth schon deshalb nicht mehr voll wirksam sein kann, weil neben den Spiralarterien vor allem die grossen subchorialen Lakunen noch eine weitere und

recht bedeutende Herabsetzung der Strömungsgeschwindigkeit verursachen müssen. Die Placentarlakunen funktionieren etwa in der gleichen Weise wie der subkapsuläre Sinus eines Lymphknotens, wo uns die richtige Erkenntnis dieser Einrichtung die Wirkungsweise des Organes erheblich verständlicher machte. Die von Grosser immer so stark betonte „Stagnation" des mütterlichen Blutes tritt also schon in den subchorialen Lakunen ein, sodass dem Auf- und Abbau der Nährstoffe auch im Placentarlabyrinth genügend Zeit zur Verfügung stehen wird. Wir müssen dafür nicht ausschliesslich das schwammige Syncytiallakunensystem in Anspruch nehmen. Gedanklich bieten sich auch keine Schwierigkeiten für die Annahme, dass der Plasmoditrophoblast seine für den Embryo bestimmten Produkte „von Zelle zu Zelle durch den Trophoblast weiterbefördert, bis dieselben die fetale Zirkulation erreicht haben" (de Lange). Einen Aufschluss über die hier angeschnittenen Fragestellungen werden nur umfassende histophysiologische Untersuchungen geben können.

Stadium L.

Wie das diesem Entwicklungszustand zugeordnete Schema L der Abb. 3 zeigt, hat der Ausbau der Gesamtplacenta weiter erhebliche Fortschritte gemacht. Vor allem fallen in einem zentral geführten Schnitt die beiden seitlichen, mächtig entwickelten Teile des Choriongürtels auf, die zwischen sich den reich gefalteten Blutbeutel fassen. Seine Oberfläche und sein Volumen haben sich bedeutend vergrössert, das ganze, ehemalige Placentarkissen aber ist verschwunden.

Der Blutbeutelboden wird, nachdem die Trophospongia vollständig resorbiert worden ist, nur noch von einer ganz schmalen Decidua basalis gebildet. In den Randgebieten sind noch einige Drüsenreste vorhanden. Von beiden Seiten her ragt das mächtige Allantochorion zungenförmig in das Gebiet des Blutbeutels hinein. Die Falten und Zotten, zwischen denen tiefe allantoide Einbuchtungen liegen, sind gut und reichlich vaskularisiert. Sie tragen das als Chorionektoderm bezeichnete Resorptionsepithel. Die basalen Zotten dagegen haben vorwiegend wieder syncytiale Kappen, zwischen denen ausserdem Plasmoditrophoblast sich diffus ausbreitet (siehe dazu Schema L). Peripher geht der Cytotrophoblast des Blutbeutels in die Grundplatte des Allantochorions über.


42
43
44
45

Das Verhältnis der Euplacenta zum anallantoiden Unterbau des Choriongürtels hat sich sehr zu Gunsten der ersten verschoben. Der Syncytiotrophoblast ist nurmehr eine schmale Gewebsschicht, die in gewissen Abständen von den grosskalibrigen Zuflüssen zu den subchorialen Lakunen durchzogen wird.

Im Labyrinth sind mütterliche und kindliche Blutbahnen nur noch sehr schwer zu unterscheiden, da das fetale Blut jetzt keine kernhaltigen Erythrocyten mehr enthält. Auch der Bindegewebsfilz des engmaschigen Gitterwerkes hat sich verdichtet, sodass diesem Gewebe mit vollem Recht die Bezeichnung Labyrinth zukommt. Im Vergleich zu *Hemicentetes* ist dessen Placentarlabyrinth geradezu auffällig weitmaschig. Auch sind dort die Syncytiallakunen sehr viel weiter und haben dünnere Scheidewände als bei *Ericulus*. Selbst in den ältesten Stadien der Placenta des hartstacheligen Borstenigels erreicht das basale Syncytium nicht die Weite der Lakunen wie bei *Chrysochloris* oder gar bei *Centetes*. Das Syncytiallakunensystem von *Ericulus* ist dagegen eher als grobmaschig zu bezeichnen und zwischen den einzelnen Blutwegen bleiben relativ dicke, plasmodiale Stränge erhalten.

Stadium M.

Zeigte in der letzt besprochenen Phase die kindliche Placentaroberfläche noch eine weite Schüsselform, so ist jetzt die Tendenz zur Einebnung dieser Fläche unverkennbar (vgl. Abb. 3 J und 4 M untereinander). Das ganze placentare Uterinsegment scheint sich abzuflachen und gegen die Mitte hin zusammenschieben zu wollen — wohl im wesentlichen eine Folge der Walzenform, welche die

---

Abb. 42.

Placenta der Phase *M* in situ. Vergr. 2,7-fach.

Abb. 43.

Eine Hälfte der Placentaranlage des Stadiums *M* in Übersicht (Ser. 75, 175/5 E-Or G). Vergr. 10-fach.

Abb. 44.

Cyto- und Syncytiotrophoblast einer basalen Blutbeutelzotte im Stadium *M* (Ser. 75, 175/5, E-Or G). Vergr. 180-fach.

Abb. 45.

Arterienknäuel mit Venen und Syncytiallakunen aus der Placentarphase *M* (Ser. 75, 171/2, E-Or G). Vergr. 36-fach.

älteren Fruchtkammern angenommen haben und an denen schon äusserlich der Ort des Placentarsitzes gut erkennbar ist. Er findet sich an der Längsseite der Fruchtwalze und springt dort „cornea"-ähnlich (Goetz) vor; ausserdem ist diese Stelle durch eine deutliche Gefässzeichnung charakterisiert.

Die Aufsicht der in situ belassenen Placenta (Abb. 42) zeigt noch einige Besonderheiten, die der Beschreibung bedürfen. So fallen auch hier nach Wegnahme des Amnions und grosser Teile der Nabelschnur vor allem blasenartige Vorwölbungen auf, die sich topographisch leicht in eine innere und eine äussere Ringzone einteilen lassen. Die einzelnen Blasen des zentralen Gebietes sind kleiner, von wechselnder Grösse und oft mehr sackartig. Sie schimmern im Bild zum Teil durch den Amnionrest hindurch und hängen unter der Nabelschnur zusammen. Ihre Lage und die ziegelrote Farbe erlauben sofort die richtige Diagnose: es sind Teile des zentralen Blutbeutels.

Die in der Aussenzone liegenden Vorwölbungen dagegen sind eher kugelig und haben eine ziemlich glatte Oberfläche. Ihre Farbe wechselt (am fixierten Präparat) von gelb-weiss bis grau-blau und sie sind ausserdem von einem zarten Gefässnetz bedeckt. Ich vermutete primär, dass es sich bei ihnen um den Chorionblasen von *Centetes* analoge Bildungen handeln könnte. Die Durchsicht der Schnittserie bestätigte jedoch diese Vermutung nicht. Jede Vorwölbung entspricht einer massiven, knopfartigen Vorbuckelung des Allantochorions (Abb. 43). Bei der Schilderung der Trophoblastschale werde ich später noch einmal kurz auf diese Bildungen zurückkommen.

Bei der Besprechung der mikroskopischen Befunde gehe ich wieder vom Placentarzentrum aus und beginne mit dem Blutbeutelboden. Irgendwelche trophospongiöse Bildungen fehlen völlig, sodass die Blutbeutelzotten der Decidua basalis anliegen. Diese ist bis an die Muskelschicht durch eingedrungene, syncytiale Massen aufgelockert (Abb. 46). Im oberen Bilddrittel sind die basalen Abschnitte der cytotrophoblastischen Zotten alle mit einem plasmodialen Überzug versehen (vgl. dazu auch Fig. 44). Der Plasmoditrophoblast hängt nur mit mehr oder weniger starken Verbindungsbrücken in sehr vielgestaltiger Art mit dem multinukleären Syncytium innerhalb der mütterlichen Schleimhaut zusammen. Auf die sicher kindliche und somit trophoblastische

Abstammung dieser syncytialen Zellhaufen war schon auf Seite 59 hingewiesen worden. Dass sie auf Grund ihres bisher scheinbar ungeordneten Wachstums nahe topographische Beziehungen zu den Gefässen der Decidua basalis haben, ist selbstverständlich. Sie umspinnen an vielen Stellen einwandfrei mütterliche Gefässendothelien, womit sich ausgesprochen endotheliochoriale Placentarbezirke für *Ericulus* feststellen lassen. An solchen Stellen kam es allenthalben zu diffusen Blutaustritten, doch werden eigentliche Bluträume durch diese diapedetischen Haemorrhagien nicht gebildet. Die vielkernigen Protoplasmamassen erreichen im Stadium *M* ihre grösste Ausdehnung; sie können mit den „syncytialen Riesenzellen" (Kölliker, 1879) des Menschen verglichen werden. Ganz ähnliche, vielkernige Zellen finden sich auch am Placentarrand bei einigen Nagern, besonders beim Kaninchen. Über ihre Funktion ist bisher wenig bekannt geworden; Mossman schreibt diesen multinukleären Riesenzellen eine vorverdauende Aufgabe zu (auf die ich auch oben S. 55 hinwies). Diese Meinung hat zweifellos viel Bestechendes für sich.

Der Blutbeutel (Abb. 43) selbst zeigt eine sehr reiche Faltung; Allantoisentoderm und kindliche Gefässe folgen den Zotten bis weit in die Tiefe. Peripherwärts überlagert der Extravasatsack die medialen Partien des Choriongürtels.

Am Allantochorion fallen im Schnittbild der Abb. 43 besonders die grossen Trophoblastanschwellungen auf, denen wir schon im Stadium *J* begegnet sind. Dort waren sie noch als Wall ausgebildet, während sie jetzt, wie die Aufsicht Abb. 42 lehrt, gestielte, massive, mehr oder minder kugelige Vorragungen geworden sind. Schon früher sahen wir, dass im sog. Trophoblastwall die mütterlichen Gefässe in bestimmten Abständen aus dem Endometrium heraustreten und unter Bildung eines Gefässknäuels ihr Blut durch das Chorion hindurch nach den subchorialen Verteillakunen abgeben. Den Stellen dieser Gefässein- und -durchtritte entsprechen nunmehr die trophoblastischen, knopfartigen Vorwölbungen. In ihrem Zentrum erreicht der Plasmoditrophoblast jeweils eine enorme Mächtigkeit, während er sonst nur eine recht schmale Basalschicht bildet. Dabei wird auch die bedeckende labyrinthine Euplacenta vorgetrieben, sodass diese Erhebungen als Charakteristika der nahezu reifen Placenta in Erscheinung treten.

Die Labyrinthdecke dieser Placentarphase weist gegenüber den

Vorstadien eine vermehrte Gefässdichte auf; sie zeigt dabei eine enge, vertikale Streifung (in bezug auf die Placentaroberfläche, Abb. 47). Mit der Zunahme des Kapillarnetzes der Euplacenta haben sich zwangsläufig auch die Syncytiallakunen der Ektoplacenta vermehrt und vergrössert.

Die mütterliche Schleimhaut unter dem Allantochorion ist bis auf wenige Zellagen reduziert und enthält noch einzelne, kleine Drüsenreste. Nur im Bereich der Gefässknäuel ist sie jeweils stärker aufgelockert, mehr von wabigem Bau und darum höher (Abb. 45), was vielleicht mit einer vermehrten Saftdurchtränkung dieses Gewebsabschnittes (Glykogeneinlagerung ?) zusammenhängt. Im nächsten Stadium, dessen Betrachtung ich mich nun zuwende, haben gerade diese Erscheinungen der Mucosa eine Zunahme erfahren.

Stadium N.

Dieser Entwicklungszustand, dem ein Embryo mit 24 mm Kopflänge zugehört, dürfte der reifen *Ericulus*-Placenta recht nahe stehen, wenn nicht sogar entsprechen. Die Untersuchung einer sicher reifen, d. h. geborenen Placenta war mir leider nicht möglich.

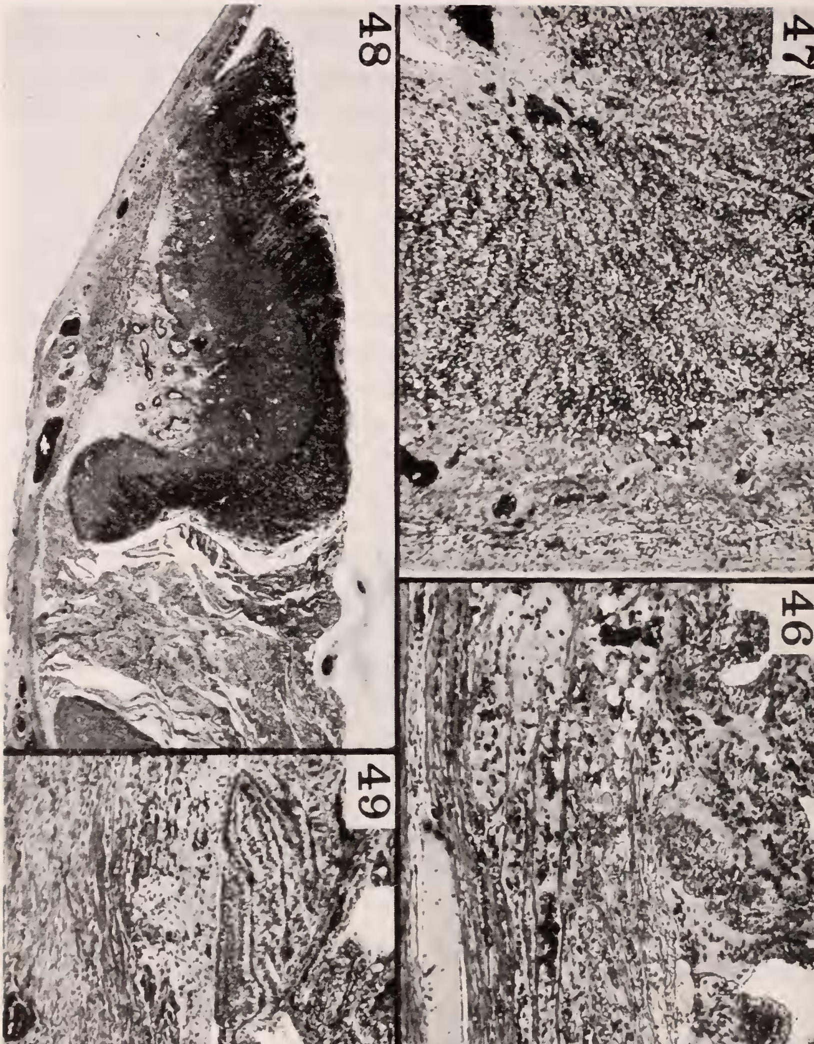
Die Aufsicht auf die in situ befindliche Placenta zeigte einen typisch scheibenförmigen Fruchtkuchen mit nahezu völlig ebener Oberfläche gegen die Fruchthöhle. Das formolfixierte Placentarorgan hatte eine gleichmässig dunkelgraue Farbe, deren Einheitlichkeit nur im Zentrum durch den ziegelroten Blutbeutel unterbrochen wurde.

Im schematischen Bild Abb. 4 N, das nach einem annähernd zentral geführten Schnitt entworfen wurde, zeigen sich einige typische Erscheinungen, auf die ich in den etwas jüngeren Stadien schon gelegentlich hinwies. Da ist in erster Linie das zentral gerichtete Zusammenrücken aller Placentarteile zu nennen, ferner die Abflachung der äusseren (mütterlichen) Oberfläche des placentaren Uterinsegmentes und der stärkere, innere Ausbau der basalen Teile der Gefässverteiler. Die beiden erstgenannten Merkmale sind wohl sicher rein mechanisch bedingt und hängen mit der mehr Raum beanspruchenden Grössenzunahme der Frucht zusammen.

Durch das seitliche Zusammenschieben der Placenta ist der

ganze Blutbeutelraum enger geworden; ob damit auch eine wesentliche Reduktion der resorbierenden Oberfläche verknüpft ist, wie es Strahl für die reife *Centetes*-Placenta beschrieb, ist schwer zu beurteilen. Vergleichsweise (Abb. 43 und 48) scheint mir der Faltenreichtum des Blutbeutels im Stadium *N* eher noch zugenommen zu haben. Doch imponiert der Extravasatsack in dieser Phase nicht mehr so stark, sodass dem Untersucher an makroskopischen Schnittpräparaten wohl der Gedanke an eine Grössenabnahme kommen kann. Ich glaube sie dennoch für *Ericulus* ablehnen zu dürfen. Die Blutbeutelzotten tragen im Gegensatz zu vorangehendem Entwicklungsstadium *M* jetzt keine syncytialen Überzüge mehr, sodass das resorbierende Chorionektoderm dem Boden unmittelbar anliegt. Damit hat sich auch das Aussehen der Decidua basalis grundlegend gewandelt, was vor allem ein Vergleich der Abb. 46 mit Abb. 49 lehrt. Beherrschen noch im oberen Photogramm (46) die multinukleären Riesenzellen das Bild, so sind diese in der unteren Figur (49) völlig verschwunden. Zwar scheint auf den ersten Blick der helle, kernhaltige Saum am Oberrand der Decidua noch einen Rest der syncytialen Wanderzellen darzustellen; bei Anwendung von stärkeren Vergrösserungen zeigt sich aber klar, dass es sich dabei um sehr helle Zellmassen handelt, in denen nur noch ganz vereinzelt und dann oberflächlich Trophoblastzellen liegen. Die Mehrzahl der vorhandenen Kerne gehört zu Bindegewebszellen, die deutlich auf mehreren Bahnen aus dem darunter liegenden Gebiet nach oben drängen. Gefässprossen folgen bereits den ausschwärmenden Fibrocyten. Nach allen bisherigen Erfahrungen kann es sich bei diesen Vorgängen somit nur um die beginnende Wiederherstellung des mütterlichen Anteiles im Gebiet des Blutbeutelbodens handeln. Ob damit aber auch eine Funktionseinschränkung des Blutbeutels einhergeht, ist, solange wir über die Funktion des Extravasatsackes bei den *Centetinen* nicht hinreichend unterrichtet sind, nur schwer zu sagen. Das Resorptionsepithel lässt jedenfalls noch nirgends Rückbildungserscheinungen erkennen.

Die ganze gürtelförmige Trophoblastschale hat, im Vergleich zu den nächstjüngeren Entwicklungsphasen, im Endstadium noch einmal an Höhe zugenommen und zwar sind daran alle Schichten der Placenta beteiligt. Der syncytiale Unterbau hat ebenso eine Verstärkung erfahren wie die oberflächliche Euplacenta, die eine


47
46
48
49

ausgesprochen starke Vaskularisierung aufweist. Die basalen Syncytiallakunen sind ebenfalls vermehrt. Dagegen haben sich die Einsenkungen zwischen den einzelnen, knopfartigen Vorwölbungen zufolge des zentral gerichteten Zusammenschiebens aller Placentarteile und mit der Höhenzunahme der kindlichen Placenta mehr ausgeglichen. Auf dem Schnitt (siehe Schema N Fig. 4 und Abb. 48) treten dagegen die Ausstülpungen über den Gefässknäueln noch recht deutlich in Erscheinung. Die epitheloiden Gefässcheiden an den Spiralarterien haben sich ebenfalls verdickt und die Zuflusswege zu den subchorialen Verteillakunen werden jetzt, im Gegensatz zu früheren Phasen, bis an die Euplacenta heran von epitheloiden Zellen umscheidet. Auch die ableitenden Venen der subplacentaren Mucosa und der Gefässzone tragen nunmehr verhältnismässig dicke perivaskuläre Scheiden, wie das im Schema N zum Ausdruck kommt. Diese Wandveränderungen an den Uteroplacentargefässen sind zweifellos mit den Befunden identisch, die ich bei der Beschreibung des nicht-graviden Fruchtträgers (S. 27) gegeben habe. Sie bilden bei den Säugetieren ein regelmässiges und viel beachtetes Vorkommen. Trotzdem ist ihre Genese bis heute nicht genügend abgeklärt.

Die subplacentare Mucosa ist, abgesehen von den Bezirken der Gefässpiralen, leicht aufgelockert und trägt decidualen Charakter. Unter dem Chorion laeve, dessen Anschluss an die Placenta auf Abb. 48 deutlich ist, ist das Endometrium bis auf eine Zellage reduziert. Überall liegen die Chorionzellen der Decidua parietalis direkt an und noch immer enthält das Chorion laeve keine fetalen Blutgefässe. Wie bei anderen Kerfejägern und bei den Fleder-

---

Abb. 46.

Blutbeutelboden im Stadium *M* (Ser. 75, 175/6, E-Or G). Vergr. 80-fach.

Abb. 47.

Stark vaskularisierte Euplacenta mit anallantoidem Unterbau aus Phase *M* (Ser. 75, 175/3, E-Or G). Vergr. 54-fach.

Abb. 48.

Übersicht über eine Hälfte der Placenta des Stadiums *N* (Ser. 73, 47/3, E-Or G). Vergr. 10-fach.

Abb. 49.

Blutbeutelboden der Abb. 48 bei 80-facher Vergrösserung.

mäusen fehlt somit im Gebiet der Anlagerung des Chorion laeve das mütterliche Epithel. Dieser Befund ist nach den oben gebrachten Darlegungen (S. 39 et 49) nicht weiter erstaunlich, denn grosse Abschnitte des Chorion laeve sind trotz des sicheren Vorhandenseins eines primär glatten Chorions erst sekundär glatt geworden.

III. BESPRECHUNG DER BEFUNDE.

Die auffallend grosse Fruchtbarkeit, welche die beiden Centetidenvertreter *Centetes* und *Hemicentetes* auszeichnet, macht bei ihnen offenbar eine besondere Anordnungsweise der Frucht—Mutter-Verbindungen erforderlich. Goetz konnte nachweisen, dass die Einbettung bei *Hemicentetes* im Gegensatz zu der sonst bei den Insektivoren vorherrschenden antimesometralen Art lateral oder, wie er es nennt, orthomesometral erfolgt. Die Nidation findet somit alternierend an der Vorder- und Rückwand des Uterushornes statt. Dieses Verhalten gestattet die Unterbringung einer grossen Zahl von Keimen auf einem relativ kleinen Raum. Bei *Ericulus* aber spielt diese Art der raumschaffenden Verteilung nicht mehr die gleiche Rolle, weil der hartstachelige Borstenigel viel weniger fruchtbar ist. Bei ihm kommen nach meinen Untersuchungen in den beiden Ovarien eines Tieres gleichzeitig nicht mehr als 4—5 Ovocyten zur Befruchtung und was die Dutzende von untersuchten Uteri betrifft, so fand ich nur für jüngere Schwangerschaftsstadien selten einmal fünf Kugeln, in allen älteren Stadien aber nie mehr als drei bis vier Früchte. Die Implantation bei *Ericulus* erfolgt deshalb auch vorzugsweise a n t i m e s o m e t r a l, wobei nicht unerwähnt bleiben soll, dass vereinzelt auch Übergänge zur lateralen Einbettung beobachtet wurden. Darum wird man die laterale Implantation nicht als für alle *Centetiden* typisch bezeichnen dürfen.

In den jüngsten, beobachteten Placentarstadien von *Ericulus* findet sich eine inkomplette Decidua capsularis und ein primäres Chorion laeve; deshalb dürfte die Annahme Berechtigung haben, dass eine e x z e n t r i s c h e Einbettung des Keimes vorangegangen ist. Trotzdem ergeben sich nahe Beziehungen zu dem Implantationsverhalten bei *Hemicentetes*, das Goetz als Zwischen-

stufe zwischen einer superfiziellen und einer interstitiellen Implantation ansieht. Diese Stufe, die jedoch nicht dem „teilweise interstitiell" von Mossman entspricht, gründet sich auf das intraglanduläre Eindringen des Trophoblastes des zentral gelegenen Keimes. Darum wohl spricht auch Bluntschli von einer „superfiziellen, intraglandulären Implantation". Die Beobachtungen an den nidationsbereiten Keimen und in den frühen Phasen der Placentarbildung bei *Ericulus* lassen retrospektiv ebenfalls auf ein stattfindendes Einwachsen des Trophoblastes in die Uterindrüsen am Placentarpol schliessen. Auf der anderen Seite hat der Einbettungsmodus des hartstacheligen Borstenigels auch nahe Beziehungen zur zentralen Nidationsart der Talpiden, bei denen ebenfalls eine angedeutete Decidua capsularis vorkommt. Aus einem Vergleich der Decidua capsularis beider Arten ergibt sich aber, dass das Oriment einer Decidua capsularis bei *Ericulus* grösser ist als beim Maulwurf. Also dürfte die Nidationsart von *Ericulus* einen intermediären Implantationstypus darstellen, der in bezug auf die Einbettungstiefe weiter vorgeschritten ist 1. als die Nidation bei *Talpa* und 2. als die Zwischenstufe von *Hemicentetes*. In Analogie zu der Nidationsart von *Hemicentetes* möchte ich das Implantationsverhalten von *Ericulus* als eine teilweise interstitielle, intraglanduläre Implantation bezeichnen.

Trotzdem bei *Ericulus* eine unvollständige Decidua capsularis vorkommt, zeigen sich bei ihm auch an der dem Nidationsort gegenüberliegenden Wand leichte Schleimhautveränderungen, die ich im Sinne eines falschen Placentarkissens deuten konnte. Freilich erlangt hier die Auflockerung des interglandulären Bindegewebes bei weitem nicht einen so hohen Ausbildungsgrad wie bei *Hemicentetes*; das Ausmass der Aufquellungen entspricht eher den von de Lange für *Chrysochloris* erhobenen Befunden. Wenn die von Goetz und später von Vogel (1941) vertretene Auffassung zu Recht besteht, dass das falsche Placentarkissen funktionell etwa die Rolle einer fehlenden Capsularis zu spielen hat, dann erfährt diese Hypothese durch die Beobachtungen an *Ericulus*-Fruchtkammern eine weitere Stütze. Den Höhepunkt seiner Ausbildung erreicht das falsche Placentarkissen von *Ericulus* erst im Stadium *G*, d. h. gerade zu dem Zeitpunkt, in dem die letzten Reste der Decidua capsularis verschwinden.

Solche kissenartigen Schleimhautanschwellungen, die nicht am Implantationsort auftreten, dienen nach der bisherigen Erfahrung vornehmlich als Ernährungsbasis für Choriovitellinplacenten. Auch bei *Ericulus* findet sich diese Regel bis zu einem gewissen Grad bestätigt. Das primäre Chorion laeve legt sich nämlich bald dem falschen Placentarkissen an und resorbiert dessen Epithel sowie auch etwas Bindegewebe. So bildet diese mesometrale Anlagerung eine nicht-vaskularisierte (primitive) Dottersackplacenta, wie sie auch bei den Talpiden angelegt wird. Das Chorion laeve bei *Ericulus* steht also im Dienst der paraplacentaren Ernährung, was übrigens als typisches Insektivorenverhalten gelten darf.

Die Ausbildung einer „Übergangsstrecke" bei *Ericulus* lässt wohl eine gewisse Tendenz zur Einbeziehung des glatten Chorions in die Choriovitellinplacenta erkennen; auch die Area vasculosa nähert sich mit zunehmendem Alter der Keime dem embryofernen (= anembryonalen) Pol der Fruchtblase. Es bleibt aber immer noch eine, wenn auch kleine Kalotte des primären Chorion laeve erhalten. Das gefässfreie Omphalopleurasegment des hartstacheligen Borstenigels repräsentiert somit den ersten Schritt zur „unvollständigen Keimblätterumkehr" (MOSSMAN). Es scheint mir von Wichtigkeit, diese angedeutete Neigung zur Dottersackinversion bei *Ericulus* (vgl. dazu nochmals Abb. 1 Schema D) zu betonen, weil GOETZ auf Grund seiner Untersuchungen glaubte, im Gegensatz zu MOSSMAN, den Insektivoren die Tendenz zur Keimblätterumkehr als Ordnungsmerkmal absprechen zu müssen. Alle diesbezüglichen Untersuchungen an Insektenfressern haben bisher die Ausnahmestellung für *Hemicentetes* erwiesen.

Wenn nach diesen Darlegungen *Ericulus* ein typisches Insektivorenverhalten zeigt, so ist sein Placentarorgan auf der anderen Seite in bezug auf den Placentationspol doch wieder recht *Hemicenteтes*-ähnlich. Bei beiden Borstenigeln findet sich das für sie charakteristische Einwachsen der Trophoblaststränge in die Drüsenschläuche, die langsam, von oben nach unten fortschreitend, abgebaut werden, ebenso auch der bindegewebige Faserfilz, der die Decidua basalis von den darüber gelegenen Trophospongiabildungen trennt. Diese Bindegewebsplatte ist als eine Reaktion der interglandulären Stützsubstanz auf das Eindringen des Trophoblastes in das (echte) Placentarkissen aufzufassen; sie verschiebt sich daher

zunächst mit der fortschreitenden Ausdehnung der Trophospongia basalwärts. In den Endstadien der Placentation verschwinden aber auch die letzten Reste des Bindegewebsfilzes und des Placentarkissens, nachdem schon vorher durch multinukleäre Riesenzellen die Decidua basalis zur Resorption vorbereitet worden ist. Hierin besteht ein gewisser Unterschied zu *Hemicentetes*, bei dem die Bindegewebsplatte, der Faserfilz und das zentrale Drüsenfeld sehr wahrscheinlich bis zur Geburt erhalten bleiben. Das zentrale Drüsenfeld bildet jedenfalls einen integrierenden Bestandteil in der reifen *Centetes*-Placenta, weil es bis zum Schluss die Histiotrophe für den Blutbeutel liefert. In den frühen Phasen der Gravidität bei *Ericulus* findet sich auch eine dem zentralen Drüsenfeld von *Hemicentetes* analoge Bildung; ich habe sie der gleichen physiologischen Leistung wegen mit demselben Namen belegt, obwohl sie hier zirkulär um das Placentarkissen angelegt ist. Doch lässt sich auch topographisch für *Ericulus* diese Bezeichnung rechtfertigen, da sein Drüsenfeld ja noch im Bereich des zentralen Placentargebietes liegt. Den Höhepunkt seiner Entwicklung erreicht dieses Drüsenfeld beim hartstacheligen Borstenigel zweifellos gegen Ende der „jungen Placentarstadien". Auch das Verhalten des Drüsenepithels zu dieser Zeit spricht für eine sehr lebhafte Produktion an histiotrophischen Nährstoffen, die durch das Chorionektoderm des den Mündungsgraben überspannenden Cytoblastes resorbiert werden. In diesem Zeitpunkt der Hochkonjunktur des zentralen Drüsenfeldes stellt die Choriovitellinplacenta sukzessiv ihre Tätigkeit ein, scheidet sich die Praeplacenta in eine zentrale Eu- und periphere Ektoplacenta und am Placentarpol tritt der Blutbeutel stärker in Erscheinung. Wir sind also, bei einer physiologischen Beurteilung der Dinge, an einem entscheidenden Wendepunkt der placentaren Ernährung angelangt: der Dottersackkreislauf wird vom Allantoiskreislauf abgelöst.

Der ganze Komplex des zentralen Drüsenfeldes mit der ihn überdeckenden Cytotrophoblastschicht wurde von mir bis zu diesem Zeitpunkt (in Analogie zu *Hemicentetes*) als Blutbeutelanlage angesprochen. Aber der zentrale Extravasatsack bei *Ericulus* entsteht im Gegensatz zu *Hemicentetes* nicht nur aus der Cytotrophoblastdecke des Drüsenfeldes, sondern der weit überwiegende Teil des Blutbeutels bildet sich an der Stelle des Placentarkissens. Durch den sich in dieses Kissen hinein vorstülpenden Trophoblast

wird das Gewebe des Kissens zur Histiotrophe geschlagen und somit der fetalen Ernährung nutzbar gemacht. Mit der Abnahme des Placentarkissens dehnt sich dann der Blutbeutel nach allen Richtungen hin immer mehr aus, legt sich zugleich stark in Falten und erreicht dadurch eine verhältnismässig grosse Resorptionsoberfläche, die jene des Blutbeutels bei *Hemicentetes* weit übertrifft. Bei der letztgenannten Tierart finden sich die Mündungen des zentralen Drüsenfeldes immer am Blutbeutel und zugleich ein reichlicher Inhalt an zerfallenden, mütterlichen Erythrocyten und Zelldetritus; hier bei *Ericulus* ist der Beutel in allen von mir beobachteten Fällen geradezu auffällig leer. Dieser Befund an konservierten Objekten schliesst natürlich nicht aus, dass auch der Blutbeutel von *Ericulus* im Leben gefüllt war. Ohne diese Annahme liessen sich die beobachteten Resorptionserscheinungen am Chorionektoderm gar nicht erklären und die grosse Oberfläche würde zwecklos erscheinen.

Bis gegen das Ende der Gravidität sitzen einzelne Blutbeutelzotten mit syncytialen Fortsätzen an der Decidua basalis fest, die sich, ganz abgesehen von der einzelnen zentralen Haftzotte bei *Hemicentetes*, am besten mit den Haftzotten in der menschlichen Placenta vergleichen lassen, ohne dass zwischen beiden Formen phylogenetische Beziehungen bestehen. Die Übereinstimmung der Befunde ist in beiden Fällen recht weitgehend. Wir finden vor allem die cytotrophoblastischen Zellhaufen, die tiefe Verankerung der Haftwurzeln im basalen, mütterlichen Gewebe und die bis an die Muskelschicht vorstossenden vielkernigen Riesenzellen. Das sind Befunde, wie sie bisher an Extravasatsäcken anderer Tierarten nicht zur Beobachtung gekommen sind. Grosser hat solche akzessorische Organe der Labyrinthplacenten nur als Hilfseinrichtungen für den Aufbau spezifischer Eiweisstoffe angesehen und ihnen eine untergeordnete Bedeutung zugeschrieben. Das besondere Verhalten des zentralen Blutbeutels bei *Ericulus* erlaubt meiner Meinung nach eine andere Auffassung. Eine so reich gefaltete und stark vaskularisierte Bildung mit ihren vielen Haftwurzeln ist wohl nicht nur eine untergeordnete Hilfseinrichtung; sie stellt durch ihren weitgehenden Ausbau vielmehr ein dem Labyrinth gleichwertiges Placentarorgan dar. In den älteren Placentarphasen kann der Anteil des Blutbeutels an der histiotrophen Ernährung infolge des Abbaues des echten Placentarkissens nicht mehr von grosser

Bedeutung sein. Trotzdem bleibt seine grosse, innere, von mütterlichem Blut umspülte Oberfläche erhalten. Die Spalten zwischen den Zotten des Extravasatsackes entsprechen dann weitgehend dem intervillösen Raum einer Topfplacenta.

Ich glaube also auf auffällige Ähnlichkeiten zwischen dem zentralen Blutbeutel von *Ericulus* und einer Placenta olliformis hinweisen zu können und möchte die Vermutung aussprechen, dass der Blutbeutel als solcher den primitivsten Typus einer Topfplacenta darstellt. Bei den *Mustelidae* und *Centetidae* ist dieser Typus nicht ganz gleich, aber das Prinzip ist nicht grundlegend verändert. Die vorkommenden Variationen zeigen nur die verschiedenen Richtungen, nach denen sich, von einem zentralen Blutbeutel ausgehend, die möglichen Abänderungen entwickelt haben. Fassen wir die *Carnivora* ins Auge, dann führt uns dieser Weg über die vielen Einzelsäcke beim Frettchen zu dem einen grossen Blutbeutel bei Dachs und Fischotter und weiter zu den nur als Varietät vorkommenden, inselförmigen Extravasaten beim Hund. Von hier aber ergibt sich leicht der Anschluss an die randständigen Extravasate bei der Katze und beim Hund. Nach der anderen Seite leitet die gewählte Betrachtungsweise aber auch zu den Blutbeutelbildungen der *Centetidae* über. In der reifen *Centetes*- und wohl auch *Hemicentetes*-Placenta scheint der Blutbeutel sowohl noch der haemotrophen als histiotrophen Ernährung zu dienen: gibt doch hier das zentrale Drüsenfeld seine Produkte in den Beutel hinein ab und andererseits münden auch weite mütterliche Gefässe an seinem Boden aus (Goetz). Bei *Ericulus* dagegen steht der Blutzufluss zum zentralen Beutel weit im Vordergrund und entsprechend tritt die Histiotrophe an der reifen Placenta ganz zurück. Dadurch kommt der zentrale Blutbeutel des hartstacheligen Borstenigels mehr oder weniger in die Rolle einer primitiven Topfplacenta. Weiterhin ergeben sich zwei Entwicklungsmöglichkeiten für das Zustandekommen der Placenta olliformis: sie lässt sich einerseits unschwer aus Modifikationen des zentralen Blutbeutels der *Insectivora* und der *Mustelidae* ableiten, kann andererseits aber auch aus placentaren Zwischenformen, wie sie Goetz für *Centetes*- und *Hemicentetes*-Placenta beschrieben hat, ihren Ausgang nehmen.

Nach dieser etwas weit ausholenden Betrachtung über den zentralen Blutbeutel wenden wir uns der gürtelförmigen Labyrinth-

placenta zu. Ihre Entwicklung zeigt gewisse Analogien zu den Verhältnissen beim europäischen Igel. So ist primär offenbar fast das ganze Chorion mit der mütterlichen Schleimhaut in Kontakt und erst mit zunehmendem Entwicklungsalter nimmt die Placenta Scheibenform an. Die Phase, während der die mächtige Trophoblastschale beinahe die ganze Decidua beansprucht, dauert dabei bis zur vollen Ablösung des Dottersackkreislaufes durch den Allantoiskreislauf. Erst mit der Funktionsübernahme der kindlichen Ernährung durch die Allantochorionplacenta setzt die Umwandlung der Praeplacenta zur sekundär diskoidalen (= „metadiskoidalen" (Minot, 1890)) und haemochorialen Labyrinthplacenta ein. Diese lässt in sich zwei Hauptteile, die Euplacenta und die anallantoide Ektoplacenta, unterscheiden. Die erste ist in ihrer ganzen Dicke ein engmaschiges Raumgitter, das bei *Ericulus* auch im reifen Zustand keine Übergänge des Placentarlabyrinthes zur Topfplacenta, wie *Centetes* und *Hemicentetes*, erkennen lässt. Die Ektoplacenta aber besteht aus einem ziemlich grobmaschigen Syncytium, das bei der reifen Placenta der mütterlichen Schleimhaut unmittelbar anliegt. Hierin besteht ein geringer, aber unwesentlicher Unterschied gegenüber *Erinaceus*, da bei diesem dauernd eine periphere Cytotrophoblastschicht erhalten bleibt, während bei *Ericulus* der ganze, nicht fetal vaskularisierte Unterbau syncytial umgewandelt wird.

Die Strömungsrichtung des mütterlichen Blutes im Placentarlabyrinth von *Ericulus* ist gleich wie in anderen haemochorialen Labyrinthplacenten. Das nährstoffreiche, materne Blut gelangt in weiten, von kindlicher Seite begrenzten Bahnen in die subchorialen Lakunen, von denen aus es erst, wie aus einem Sieb, die kapillarähnlichen Wege des Labyrinthes langsam passiert. Anschliessend durchfliesst das mütterliche Blut noch die basalen Syncytiallakunen, von wo es durch utero-placentare Venen abgeführt wird. In der *Hemicentetes*- und *Centetes*-Placenta herrscht ein anderes Durchströmungsprinzip: hier sind die Syncytiallakunen unmittelbar vor das Labyrinth geschaltet und unter der Choriongrundplatte sammelt sich, im Gegensatz zu *Ericulus*, das schon verarbeitete mütterliche Blut, das von hier durch die Randsinus abläuft. Diese verschiedenartigen Strömungsverhältnisse rechtfertigen, auch abgesehen von sonstigen morphologischen Unterschieden, eine klare Trennung zwischen der *Centetes*- und der *Ericulus*-Placenta. Die

letzte zeigt in ihrem Gesamtbauplan alle Merkmale einer typischen Labyrinthplacenta, während jene schon auf Grund ihres weiten Gitterwerkes und der freien Zotten den Topfplacenten sehr nahe steht.

Im Zusammenhang mit der Schilderung des falschen Placentarkissens habe ich oben auf die paraplacentare Resorption im Gebiet des primären Chorion laeve hingewiesen, das sich in den jungen Stadien der Placentarentwicklung auch bei *Hemicentetes* vorfand. Wenn Goetz dagegen in seinen Arbeiten auch noch von einem primären Chorion laeve in der reifen Placenta spricht, so scheint mir das im Vergleich mit den Befunden bei *Ericulus* nicht gerechtfertigt. Das primäre Chorion laeve von *Hemicentetes* wird nämlich im Gegensatz zu dem Verhalten bei *Ericulus* völlig in die Omphalochorionplacenta miteinbezogen. Dabei verliert es natürlich seine charakteristische, glatte und einschichtige Oberfläche. Das Chorion laeve der reifen *Centetes*- und der weit ausgebildeten *Hemicentetes*-Placenta muss also im Sinne eines sekundären Chorion laeve bewertet werden, wenn wir uns an die von Grosser (1909) gegebene Definition halten. An der reifen *Ericulus*-Placenta finden sich nun gleichzeitig ein primäres und sekundäres Chorion laeve, indem ich zeigen konnte, dass auch in der Zeit der grössten Dottersackausdehnung noch ein primäres Chorion laeve erhalten geblieben ist. *Centetes und Ericulus* stellen somit verschiedene Übergangsstufen zwischen den Säugetieren mit und ohne primäres Chorion laeve dar.

Obwohl *Ericulus* und *Hemicentetes* nach der derzeitigen systematischen Auffassung in die gleiche *Centetidae*-Unterfamilie, die *Centetinae*, gehören, besteht kein zwingender Grund zur Annahme, dass sich beide Formen besonders nahe stehen müssen. Auf die vorhandenen Unterschiede wurde schon an anderem Ort und in der Einleitung kurz hingewiesen. Im Laufe dieser Darstellung über die Placentarverhältnisse des hartstacheligen Borstenigels sind nun weitere erhebliche Differenzen hinzugekommen.

IV. ZUSAMMENFASSUNG.

Die Hauptmerkmale der Placentation von *Ericulus* sind: 1. eine temporäre und gut ausgebildete Choriovitellinplacenta mit einer mesometralen, primitiven Dottersackplacenta; 2. eine definitive, antimesometrale Allantochorionplacenta von hämochorialem, labyrinthinem Typus mit einem zentralen Blutbeutel, der Anklänge an eine primitive Form der Topfplacenta erkennen lässt; 3. eine sehr grosse Allantois und ein relativ kleiner Dottersack; 4. eine inkomplette Decidua capsularis sowie ein angedeutetes falsches Placentarkissen, und 5. ein persistierendes primäres Chorion laeve mit Tendenz zur unvollständigen Keimblätterumkehr.

Ericulus hat so in seinem Placentarbau einerseits Beziehungen zu den weichhaarigen Borstenigeln und andererseits zu den *Talpidae* und *Erinaceoidae*; er hat aber recht wenig Ähnlichkeit mit den *Solenodontidae*, die den *Soricidae* näher stehen. Für die *Centetidae* sind eine vorübergehende omphaloide Placenta, eine grosse Allantois, sowie ferner der zentrale Blutbeutel mit einer ihn ringförmig umgebenden Labyrinthplacenta und einem circumplacentaren Chorion charakteristisch. *Potamogale*, über den mir nur sehr unvollständige Angaben zugänglich waren, soll eine rein allantoide Placentation mit einem sehr grossen embryonalen Harnsack besitzen; seine Placenta besteht aus einer zentralen, haemochorialen Placentarscheibe und einer anschliessenden diffusen Placenta, die dem ganzen Rest der Decidua anliegt.

Die Beziehungen von *Ericulus* zu den Maulwürfen und den Igelähnlichen sind ebenfalls eng: die *Talpidae* haben trotz ihrer superfiziellen, antimesometralen Implantation eine unvollständige Decidua capsularis, in jungen Stadien ebenfalls eine wohl entwickelte Choriovitellinplacenta mit einer mesometralen, bilaminaren Dottersackplacenta und weisen eine unvollständige Keimblätterumkehr auf. Die Ähnlichkeit der Placenta von *Ericulus* mit jener von *Erinaceus* beruht, abgesehen von den Verhältnissen in den frühen Phasen, auf dem völlig gleichartigen Aufbau, Entwicklungsmodus und Verhalten beider Trophoblastschalen.

Solenodon, den Weber noch zu den *Centetoidae* gezählt hat, besitzt wie die *Soricidae* eine angedeutete Decidua capsularis und einen völlig invertierten Dottersack mit splanchnopleuralen Zotten.

Die Allantois der *Soricidae* ist klein, während Wislocki beim Schlitzrüssler keine fand.

Ob sich nun auf Grund der geschilderten Placentarverhältnisse die Einordnung des hartstacheligen Borstenigels bei den *Centetinae* weiterhin aufrecht erhalten lässt, scheint mir fraglich, denn die Morphogenese der Fruchthüllen von *Ericulus* bietet wenig Anhaltspunkte für eine enge Verwandtschaft mit *Centetes* und *Hemicentetes*.

Da Goetz die mannigfachen und phylogenetisch bedeutsamen Beziehungen der *Centetidae* zu anderen Eutheriaordnungen und Tiergruppen ausführlich dargelegt hat, erübrigt sich hier eine Rekapitulation dieser Zusammenhänge. Im übrigen hat die Insektivorenplacenta in dieser Zeitschrift bereits eine Gesamtdarstellung erfahren (Strauss, 1942).

IV. SUMMARY.

The characters of the placentation of *Ericulus* are the following: (1) a temporary and highly developed chorio-vitelline placenta with a mesometrial and primitive yolk-sac placenta; (2) a definite, antimesometrial chorio-allantoic placenta of a hemochorial, labyrinthine type with a central blood-sac, which lets recognise a slight touch of primitive form of the placenta olliformis; (3) a very large allantoic vesicle and a comparatively small yolk-sac; (4) an incomplete decidua capsularis as well as an indicated false placental pad; and (5) a persisting primary chorion laeve with a tendency towards incomplete inversion of the germ layers.

The hard-thormy bristle-hedgehog *Ericulus* has so in its placental structure on the one hand affinities to the soft-haired bristle-hedgehogs and on the other hand to the *Talpidae* and *Erinaceoidae*, but it has also very little similarity to the *Solenodontidae*, which stands nearer to the *Soricidae*. For the *Centetinae* (= *Tenrecinae*) the following characters are of importance: a transitory chorio-vitelline placenta, an extensive allantoic vesicle as well as a central blood-sac with a circular surrounding labyrinthine placenta and a periplacental chorion. *Potamogale*, for which I was unable to get complete informations, is said to have a purely allantoic placentation with a very large allantois. Its placenta consists of a central hemochorial placental disk and an adjoining diffuse placenta, which involves the whole of the remainder of the decidual lining.

The relations of *Ericulus* to the moles and the *Erinaceoidae* are close too: the *Talpidae* have in spite of their superficial antimesometrial implantation an incomplete decidua capsularis, in younger stages they have also a well developed chorio-vitelline placenta with a mesometrial bilaminar yolk-sac placenta; and the yolk-sac undergoes incomplete inversion.

The similarity of the placenta of *Ericulus* to that of *Erinaceus* is based, apart from the conditions in earlier stages, on the entirely homologous structure, same manner of development and same reaction of both trophoblastic shells.

Solenodon, which Weber has ranged amongst the *Centitedae*, possesses, same as the *Soricidae*, an indicated decidual capsule and an entirely inverted yolk-sac with splanchnopleuric villi. The allantoic vesicle of the *Soricidae* is small, whilst Wislocki did not find any in *Solenodon*.

It seems problematically whether it will be possible on account of the described placental conditions to keep up the ranging of *Ericulus* amongst the *Centetinae* or not, as the morphogenesis of the fetal membranes of *Ericulus* offers little proof of a close relationship to *Centetes* and *Hemicentetes*.

As Goetz has shown in full the various and phylogenetically significant connections of the *Centetidae* to other Eutherian orders and groups of mammals, I need not recapitulate these relations. A description in full of the placenta of the Insectivores is already lectured in this review (Strauss, 1942).

IV. RÉSUMÉ.

Les caractères principaux de la placentation d'*Ericulus* sont les suivants: 1° un placenta chorio-vitellin temporaire et bien développé avec un placenta mésométral et primitif du sac vitellin; 2° un placenta chorio-allantoïdien définitif et antimésométral du type hémo-chorial et labyrinthin avec un sac sanguin central, qui rappelle la forme primitive du placenta olliformis; 3° une allantoïde très grande et un sac vitellin relativement petit; 4° une caduque capsulaire non complète ainsi qu'un faux coussin placentaire seulement indiqué, et 5° un chorion lisse primaire persistant, tendant à l'inversion incomplète des feuillets embryonnaires.

Ericulus a ainsi, dans la structure de son placenta, d'une part des relations avec le Tenrec et d'autre part avec les Talpidés et les Erinacéoïdes; il a par contre très peu de ressemblance avec les Solénodontides, qui sont très voisins des Soricidés. Les caractères de Centétinés sont les suivants: un placenta omphaloïde transitoire, une grande vésicule allantoïdienne, un sac sanguin central entouré d'un placenta labyrinthiforme annulaire et d'un chorion périplacentaire. *Potamogale*, pour lequel je n'ai trouvé que des indications très incomplètes, est censé posséder une placentation absolument allantoïdienne avec une très grande vésicule allantoïdienne. Son placenta se compose d'un disque placentaire hémo-chorial central accompagné d'un placenta diffus, qui est adhérent au reste entier de la caduque.

Les relations d'*Ericulus* avec les Taupes et les Erinacéidés sont également très proches: les Talpidés ont, malgré leur implantation superficielle et antimésométrale, une caduque capsulaire incomplète; dans leurs stades jeunes ils ont également un placenta mésométral et bilaminaire du sac vitellin et présentent une inversion incomplète des feuillets embryonnaires.

La ressemblance du placenta d'*Ericulus* avec celui du Hérisson européen repose, en faisant abstraction des caractères des phases précédentes, sur la structure identique, le même mode d'évolution et la même réaction des deux enveloppes trophoblastiques.

Solenodon, qui a encore été placé par Weber parmi les Centétoïdes, possède, de même que les Soricidés, une caduque capsulaire nette et un sac vitellin complètement inversé, avec des villosités splanchnopleurales. La vésicule allantoïdienne des Soricidés est petite, tandis que Wislocki n'en a pas trouvé chez *Solenodon*.

Il ne me semble plus permis de placer dorénavant le genre *Ericulus* dans la sous-famille des Centétinés, car la morphogénèse des feuillets embryonnaires d'*Ericulus* ne présente que peu de points d'affinité avec le Tenrec et *Hemicentetes*.

Vu que Goetz a exposé en détail les si importantes relations phylogénétiques nombreuses des Centétidés avec d'autres groupes de mammifères euthériens, je puis donc renoncer ici à une récapitulation de ces rapports. Nous avons donné une description complète du placenta des Insectivores dans notre publication parue dans le tome 49 de cette revue, p. 269 (Strauss, 1942).

LITERATURVERZEICHNIS

1910. ALLEN, G. M. *Solenodon paradoxus.* Mem. Mus. Comp. Zool. at Harvard College, vol. 40, p. 1.

1934. ARNOLD, H. *Das Haar-, Borsten- und Stachelkleid der Centetinen.* Med. Diss. Bern.

1937. BLUNTSCHLI, H. *Die Frühentwicklung eines Centetinen (Hemicentetes semispinosus Cuv.).* Rev. Suisse Zool., T. 44. p. 271.

1938*a*. —— *Le développement primaire et la formation d'un placenta perforé très compliqué et du type labyrinthe chez Hemicentetes.* Bull. Acad. Malgache, N.S., T. XX, p. 1 (1937).

1938*b*. —— *Le développement primaire et l'implantation chez un Centétiné (Hemicentetes).* C.R. Assoc. Anat., 33me réunion (Bâle).

1936. GOETZ, R. H. *Eine Neu-Untersuchung der Centetes-Placenta.* Z. Anat., Bd. 106, S. 315.

1937*a*. —— *Die Implantation und Frühentwicklung von Hemicentetes semispinosus (Cuvier).* Z. Anat., Bd. 107, S. 274.

1937*b*. —— *Die Entwicklung der Fruchthüllen und der Placenta bei Hemicentetes semispinosus (Cuvier).* Z. Anat., Bd. 108, S. 161.

1909. GROSSER, O. *Die Wege der fetalen Ernährung innerhalb der Säugetierreihe (einschliesslich des Menschen).* Slg. anat. u. physiol. Vortr. u. Aufsätze, H. 3.

1927. —— *Frühentwicklung, Eihautbildung und Placentation des Menschen und der Säugetiere.* München, J. F. Bergmann (Dtsch. Frauenheilk., Bd. 5).

1928. —— *Die Placenta von Centetes und ihre Lehren betreffs der Stoffaufnahme in den Placenten.* Z. Anat., Bd. 88, S. 509.

1939. HILL, J. P. *The macroscopic features of the placentation of the water-shrew (Potamogale velox).* Bio-Morphosis, Bd. 1, S. 331.

1940. HINTZSCHE, E. *Über Beziehungen zwischen Placentarbau, Urniere und Allantois.* Z. anat.-mikr. Forsch., Bd. 48, S. 54.

1889. HUBRECHT, A. A. W. *The placentation of Erinaceus europaeus, with remarks on the phylogeny of the placenta.* Quart. Journ. Micr. Sci., vol. 30, p. 823.

1879. KÖLLIKER, A. *Entwicklungsgeschichte des Menschen und der höheren Tiere.* 2. Aufl., Leipzig, W. Engelmann.

1919. LANGE, D. DE *Contribution to the knowledge of the placentation of the Cape goldmole (Chrysochloris).* Bijdragen tot de dierkunde, Amsterdam. Leiden, E. J. Brill.

1933. —— *Placentarbildung.* Handb. vergl. Anat., Bd. 6, S. 155. Berlin u. Wien, Urban & Schwarzenberg.

1936. Lison, L. *Histochimie animale.* Paris, Gauthier-Villars.

1890. Minot, C. S. *Die Placenta des Kaninchens.* Biol. Cbl., Bd. 10, S. 114.

1926. Mossman, H. W. *The rabbit placenta and the problem of placental transmission.* Am. J. Anat., vol. 37, p. 433.

1937. —— *Comparative morphogenesis of the fetal membranes and accessory uterine structures.* Carnegie Inst. Wash. Pub. No. 479, Contrib. Embryol. No. 158, vol. 26, p. 129.

1903. Resink, A. J. *Bijdrage tot de kennis der placentatie van Erinaceus europaeus.* Tijdschr. Nederl. Dierk. Ver'igg. (2), vol. 7, p. 235.

1932. Sansom, G. S. *Notes on some early blastocysts of the South American bat, Molossus.* Proc. Zool. Soc. London, Part I, p. 113.

1937. —— *The placentation of the Indian musk-shrew (Crocidura caerulea).* Trans. Zool. Soc. London, vol. 23, p. 267.

1939. —— *Early development and placentation of the Indian musk-shrew (Crocidura caerulea).* Bio-Morphosis, Bd. I, S. 321.

1938. Schürch, E. *Das Centetes-Gebiss im Rahmen des Insektivorengebisses überhaupt.* Med. dent. Diss. Bern.

1935. Spanner, R. *Mütterlicher und kindlicher Kreislauf der menschlichen Placenta und seine Strombahnen.* Z. Anat., Bd. 105, S. 163.

1892. Strahl, H. *Die Placenta von Talpa europaea.* Anat. Hefte, Bd. I, S. 113.

1904. —— *Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Placenta.* Abh. Senckenberg. Naturf. Ges., Bd. 27, S. 63.

1938. Strauss, F. *Die Befruchtung und der Vorgang der Ovulation bei Ericulus aus der Familie der Centetiden.* Bio-Morphosis, Bd. I, S. 281.

1939. —— *Die Bildung des Corpus luteum bei Centetiden.* Bio-Morphosis, Bd. I, S. 489.

1942. —— *Vergleichende Beurteilung der Placentation bei den Insektivoren.* Rev. Suisse Zool., T. 49, p. 269.

1895. Vernhout, J. H. *Über die Placenta des Maulwurfes (Talpa europaea).* Anat. Hefte, Bd. 5, S. 1.

1941. Vogel, W. *Die Placentarkissenbildungen in den frühen Phasen der Gravidität bei Hemicentetes.* Med. dent. Diss. Bern.

1928. Weber, M. *Die Säugetiere*, Bd. 2. Jena, G. Fischer.

1940. Wislocki, G. B. *The placentation of Solenodon paradoxus.* Am. J. Anat., vol. 66, p. 497.